FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 37. BAND

DER GANZEN REIHE 137. BAND

VIERTES (SCHLUSS-) HEFT

MIT 9 ABBILDUNGEN IM TEXT

Nachlaß von Prof. N. Malta

1943:88

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1944

Flora. N. F. Band 37	Heft 4	S. 265–344, Jena, 12. 1. 1944

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
ILJIN, W. S., Salze und organische Säuren bei Kalkpflanzen	265—299
GEITLER, LOTHAR, Furchungsteilung, simultane Mehrfachteilung, Lokomotion, Plasmoptyse und Ökologie der Bangiacee Porphyridium cruentum. Mit 9 Abbildungen im Text	300—333
BÜNNING, E., Botanische Beobachtungen in Sumatra	334—344
Titel und Inhaltsverzeichnis zu Band 37.	

Die „Flora" erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band, dessen Preis im laufenden Jahre 40 RM nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu schicken an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Verfassernamen sind gerade, lateinische Namen gewellt zu unterstreichen. Vorlagen zu Textabbildungen sollen nicht in den Text eingefügt werden, sondern sind gesondert beizugeben; die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt zusammenzustellen. Als Muster für die Art der Literaturzitierung gelten die Literaturlisten der letzten Bände der Flora.

Für den Druckbogen wird, bis zu der Höchstzahl von drei Bogen, ein Unkostenbeitrag von 30 RM gewährt, jedoch nicht bei Dissertationen. Nur 40 Sonderabdrucke können bis auf weiteres geliefert werden.

Die Bärlappgewächse (Lycopodiaceae)

Eine beschreibende Zusammenstellung mit besonderer Berücksichtigung ihrer Varietäten und Formen

Von

Hermann Nessel

Garteninspektor des Botanischen Gartens in Gießen

Mit einem Titelbild und 88 Abbildungen im Text mit 258 Einzelbildern nach den Originalpflanzen

IX, 404 S. gr. 8° 1939 RM 20.—, geb. 21.50

Inhalt. **Allgemeiner Teil:** 1. Über Gestalt und inneren Bau. 2. Standorte. 3. Leicht erkenntliche Merkmale. 4. Vermehrung. 5. Kulturwinke. 6. Nutzen und Verwendung. 7. Geographische Verbreitung. / **Spezieller Teil:** 1. Einteilung. 2. Aufzählung der Haupt- und Untergruppen, Arten und Formen in systematischer Reihenfolge: Gattung I: „Urostachys." Gattung II: „Lycopodium." / Schlußwort. Wichtigste Literatur. Register der Arten, Abarten, Formen und Synonyme.

Im Verlauf der letzten 25 Jahre hat sich eine stattliche Zahl von neuen und mutmaßlich neuen Arten und Formen der so interessanten Familie der Lycopodiaceen angesammelt; es erwies sich daher eine durchgreifende systematische Bearbeitung als notwendig, zumal auch selbst in größeren beschreibenden Werken die Familie der Lycopodiaceen recht wenig bedacht worden ist.

Der Verfasser ist ein ausgezeichneter Kenner der Bärlappgewächse. Seine Gesamtbeschreibung ist das Ergebnis vieljähriger Arbeit und enthält in kurzer Fassung eine Darstellung aller bis jetzt bekannten Arten mit allen ihren Formen und mit besonderer Berücksichtigung der einheimischen Arten. Eine stattliche Menge findet dabei zum ersten Male Erwähnung. Die Abbildungen sind ausnahmslos eigene Aufnahmen des Verfassers.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

447
Nachlaß von Prof. N. Malta

Salze und organische Säuren bei Kalkpflanzen.

Von W. S. Iljin[1]).

(Aus der biologischen Abteilung des Bäderwissenschaftlichen Instituts der Kurstadt Baden bei Wien und aus dem Physikalisch-Chemischen Institut der Deutschen Karls-Universität in Prag.)

Es besteht ein bestimmtes Mengenverhältnis zwischen der Produktion organischer Säuren in der Pflanze und dem Salzgehalt ihrer Zellsäfte. Besonders deutlich tritt die Beziehung zwischen dem Gehalt an Calcium und an Apfelsäure zu Tage, wenn man Pflanzensiedlungen auf verschiedenen Böden vergleichend studiert.

Meine Untersuchungen der letzten Jahre (Iljin 1939/42) haben u. a. zu folgenden Ergebnissen geführt.

Man kann die Pflanzen in Hinsicht auf das Calcium in zwei Grundgruppen einteilen. Die erste, die sehr verbreitet ist, enthält in ihren Zellsäften Ca-Salze in gelöster Form, wobei deren Konzentration manchmal die Höhe von 0,3 mol und sogar 0,5 mol erreicht. Diese Gruppe läßt sich noch in zwei Untergruppen teilen: Manche Arten enthalten fast alles oder das meiste Calcium in Lösung, bei anderen ist es teilweise im Saft vorhanden und teilweise im Niederschlag, der sehr leicht in schwachen Säuren löslich ist. Die zweite Gruppe der Pflanzen besteht aus Arten, die fast kein Ca im Zellsaft gelöst haben oder es in sehr begrenzter Menge enthalten; ihr Ca ist nur in starken Säuren löslich. Die Pflanzen überführen es in den Niederschlag. Seine Menge kann 2 % oder 5 % des Trockengewichtes erreichen.

Das lösliche Calcium beteiligt sich unmittelbar an den physiologischen und physikalisch-chemischen Vorgängen und kann auch von einem Teil der Pflanze in andere Teile überführt werden. Eine sehr wichtige Rolle spielt es in der Regulierung des osmotischen Druckes. Das unlösliche Ca, das in schwachen Säuren leicht löslich ist, kann in Lösung übergehen und an physiologischen Vorgängen teilnehmen; es bildet einen Reservefond. Das Ca endlich, das nur in starken Säuren löslich ist, und auch die mit ihm verbundenen Stoffe sind ein toter und unproduktiver Ballast (Ca-Oxalat), der von der Pflanze nur selten

1) Mit Unterstützung des Forschungsdienstes.

ausgenützt wird, wozu die Teilnahme von Fermenten notwendig ist. Solchen Pflanzen kann das Calcium schädlich sein. Denn es gehen in den Niederschlag auch organische Stoffe über, die bei normalen Bedingungen im Safte gelöst sind. Diese Stoffe scheiden aus dem Stoffwechsel aus, und soll die Pflanze sie wieder bilden, so muß sie damit überflüssige Arbeit leisten und organisches Material verschwenden. Auf Kalkböden sammeln diese Pflanzen nun um 2 bis 3 und sogar 5 mal mehr Ca an als auf gewöhnlichen Böden. Auf Kalkböden absorbieren diese Pflanzen das Ca sehr energisch, und sie können die Wurzelaufnahme nicht regulieren, wie die typischen Kalkpflanzen es tun, die die Calciumaufnahme sehr strenge regulieren.

Der Saft, der aus Pflanzen, die das Ca leicht ausfällen, ausgepreßt wird, gibt mit Ca-Salzen einen Niederschlag, welcher aus kristallinischen und amorphen Anteilen besteht. Bei den meisten Arten bilden sich beide Formen des Niederschlags, doch bei den einen überwiegt der amorphe, bei den anderen der kristallinische Anteil.

Die Arten, die viel lösliches Calcium enthalten, kann man als physiologisch Calciophile (nicht Kalkophile) bezeichnen und die Arten, die kein oder nur wenig lösliches Ca enthalten, als physiologisch Calciophobe.

Einen großen Einfluß auf den Ca-Gehalt der Pflanzen hat der Boden, während umgekehrt den klimatischen Bedingungen, der Beleuchtung und Feuchtigkeit nur eine Nebenrolle zukommt. Die Pflanzen, die immer oder gewöhnlich auf Kalkböden leben, begrenzen die Ca-Aufnahme; sie enthalten weniger Ca als die Arten, die hier nur zufällig vorkommen. Darin liegt ihre Anpassungsfähigkeit an die besonderen edaphischen Bedingungen.

Das im Safte lösliche Calcium nimmt während der Saison an Menge zu, nur bei einzelnen Arten bleibt seine Konzentration auf bestimmter Höhe. Das überflüssige Ca geht in den Niederschlag über. Es gibt aber Pflanzen, die unfähig sind, den Gehalt an löslichem Ca zu regulieren; seine Konzentration ist um so höher, je mehr davon aus dem Boden eintritt.

Einige physiologische Calciophile, die viel Ca für ihre physiologischen Vorgänge brauchen, sind fähig, das Ca sogar auf kalkarmen Böden in großer Menge zu sammeln (vgl. Iljin 1940, S. 93). Die typisch physiologisch-calciophile Pflanze kann also auf gewöhnlichen und sogar auf Silikatböden wachsen und ihr Ca-Bedürfnis aus dem kleinen Bodenvorrat decken. Es wäre irrtümlich anzunehmen, daß physiologisch Calciophile nur auf Kalkböden wachsen können.

Oxalsäure ist bei manchen physiologischen Calciophilen verbreitet, ihr Gehalt kann bis zu 10% und sogar bis zu 25% des Trockengewichtes ansteigen; besonders reichlich wird sie auf Kalkböden produziert. Das eintretende Calcium fällt Oxalsäure aus und stimuliert damit ihre Neubildung. — Bei vielen physiologischen Calciophilen fehlt aber die Oxalsäure oder ihre Menge bleibt gering; dann wird von Ca-Salzen nur ein amorpher Niederschlag ausgefällt. Die Ausfällung des ausgepreßten Saftes mit Ca geht manchmal langsam und stufenweise vor sich, bedeutende Mengen des Niederschlages sammeln sich erst in einigen Stunden. Bei physiologischen Calciophilen fehlt die Oxalsäure öfter ganz oder die kleine vorhandene Menge findet sich als Niederschlag.

Die Zitronensäure ist sehr verbreitet bei Pflanzen und besonders bei physiologischen Calciophilen, nur bei einigen von ihnen fehlt sie. Je mehr Ca im Saft vorhanden ist, desto mehr produzieren die betreffenden Arten an Zitronensäure: auf Kalkböden kann dieselbe Art drei bis sechsmal mehr Zitronensäure enthalten als auf gewöhnlichen Böden.

Für die physiologischen Calciophilen ist sehr charakteristisch die Anwesenheit von Apfelsäure, und umgekehrt fehlt diese Säure meistens bei physiologisch Calciophoben. Bei ersteren erreicht ihre Menge 8—12% und sogar 20% des Trockengewichts. Als allgemeine Regel, die bei der Mehrzahl aller Pflanzen Geltung hat, läßt sich sagen: Je mehr Ca es im Safte gibt, desto mehr gibt es auch an Apfelsäure. Das wird am klarsten, wenn man dieselbe Pflanzenart auf verschiedenen Böden vergleicht.

Die Gesamtmenge der organischen Säuren unterliegt denselben Regeln wie die Apfel- und Zitronensäure.

Keine einzige Pflanzengesellschaft besteht nur aus in Bezug auf ihre Lebensbedürfnisse völlig gleichen Arten.

Auf Kalkböden nehmen die typischen Calciophilen den Vorrang ein. Der absolute und relative Gehalt an löslichem Ca ist bei ihnen sehr hoch, fast alle von ihnen enthalten auch viel Apfelsäure. Ein Gegenstück zu diesen Pflanzen stellt die bedeutend kleinere Gruppe der physiologisch Calciophoben dar, die nur sehr wenig oder gar kein Ca enthalten. Ihre Siedlung kann durch verschiedene Ursachen bedingt sein, wie durch die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Bodens oder die klimatischen Bedingungen. Sehr oft wachsen sie auf einer mächtigeren Bodenschicht, aus der der Kalk ausgewaschen wurde. Zwischen diesen beiden grell verschiedenen Gruppen gibt es allmähliche Übergänge, und es fällt zuweilen schwer, diese oder jene Art einer bestimmten Gruppe einzugliedern.

Auf Böden mit mäßigem Kalkgehalt (1—2%) enthalten alle Pflanzen meist recht viel lösliches Ca und verhältnismäßig wenig unlösliches; auf Kalkböden gibt es bei derselben Art bedeutend mehr Ca im Niederschlag. Diese Pflanzen produzieren auch viel Apfelsäure und Zitronensäure. Die Durchschnittskonzentration des Ca und der organischen Säuren ist bei ihnen ziemlich hoch und nähert sich den Kalktypen. Die anderen Pflanzen stellen Übergangs- und Anpassungsarten vor, die um so mehr Ca absorbieren, je mehr davon im Boden vorhanden ist.

Auf Silikatböden finden wir drei charakteristische Gruppen: typische Silikatarten, welche physiologisch Calciophobe darstellen; die nahestehenden, in Bezug auf ihre physiologischen Eigenschaften „fließenden" Arten; und typische Calciophile. Die ersten 2 Gruppen sind für Silikatböden charakteristisch und bilden das Hauptkontingent ihrer Flora, während die letzte Gruppe mehr eine Ausnahme bedeutet und aus Arten besteht, die sich gewissermaßen an abnormale Verhältnisse angepaßt haben. Die typischen silicicolen und siliciphilen Pflanzen enthalten entweder kein oder wenig lösliches Ca. Apfelsäure haben diese Pflanzen sehr wenig, bei einigen fehlt sie vollkommen. Zitronensäure ist etwas mehr verbreitet, kommt jedoch nicht in solchen Mengen vor wie bei den Kalkpflanzen. Unter den „fließenden" Arten ist die Gruppe der Calciophoben im Übergewicht; sie enthalten im Vergleich mit den typischen Silikatpflanzen etwa die zweifache Menge Calcium. Die Gruppe der typischen Calciophilen ist hingegen sehr wenig zahlreich vertreten und nicht charakteristisch, unter ihnen sind sehr oft saftige Pflanzen und sogar Sukkulente, das Ca findet sich hier größtenteils gelöst.

Ein eigenartiger Stoffwechsel hinsichtlich der Salze und organischen Säuren findet endlich auch während des krankhaften Vergilbens der Blätter auf Kalkböden statt, d. h. bei der sogenannten Kalkchlorose, bei der eine große Menge Ca aufgespeichert wird und bei einigen Arten zu gleicher Zeit besonders energisch Zitronensäure produziert wird.

Die Erforschung chlorotischer Erscheinungen (Iljin 1942) legte natürlich den Gedanken nahe, gleichzeitig auch die normalen biochemischen Vorgänge an Pflanzen zu studieren, die ständig oder vorwiegend auf Kalkböden leben und hier doch fast nie an Chlorose erkranken. Diese Arten können als Standard dienen, womit die chlorosekranken Pflanzen zu vergleichen wären.

In den chlorotischen Pflanzen bestehen, wie ich zeigte, eigenartige Stoffwechselbeziehungen nicht nur zwischen dem Ca und den organischen Säuren, sondern auch zwischen Ca und Magnesium. Es findet ferner ein charakteristischer Zerfall der Stickstoffverbindungen statt. Solche

Vorgänge wurden nun auch beim normalen Vergilben und Abfallen der Blätter im Herbst untersucht, zu welchem Zwecke vorwiegend die Arten gewählt wurden, an denen auch die Chlorose studiert worden war; doch wurden Pflanzen von kalkarmen Böden verwendet.

1. Salze und organische Säuren in Blättern verschiedenen Alters.

(*Ballota nigra*, *Verbascum phlomoides*, *Scabiosa ochroleuca*, *Fraxinus excelsior*.)

Der gesamte Salzgehalt in der Pflanze nimmt laut den recht umfassenden Angaben bei Czapek, (Biochemie der Pflanzen Bd. II, 420—451) mit ihrer Entwicklung zu, um dann auf einer bestimmten Höhe stehen zu bleiben. Die Gesamtaschenmenge ist bei jungen Pflanzen in den oberen Blättern geringer, doch im Laufe der Entwicklung vollzieht sich ein Ausgleich über die ganze Pflanze hin.

Sehr bezeichnend für die Pflanzen ist das K, das in großen Mengen vorhanden ist, indem es 30—50 % der gesamten Aschenmenge ausmacht. Der niedrige K-Prozentsatz wird zuweilen durch das Vorhandensein großer Mengen Ca, Silicium und Natrium in der Asche bedingt. Darum verringert sich seine Menge bei der Berechnung auf Ascheprozente. Beim Hafer z. B. sank er vom 10. VI. bis 31. VII. von 50,42 % auf 24,81 %. Nimmt man aber die gleiche Anzahl Blätter, wie Tucker und Tollens es machten, so steigt der K-Gehalt bedeutend und fällt nur gegen Ende der Vegetation bei einigen Arten ab.

Das Ca stellt einen bezeichnenden Teil der Asche dar; mit dem Alter der Pflanze kann seine Menge sich um das 10fache und mehr vermehren. Mg steigt gleichfalls an, wie im Prozentsatz so auch absolut; jedoch kann es auch in einigen Fällen im Prozentsatz abnehmen, besonders wenn Ca und Si reichlich zugeführt werden.

Die oben angeführten Literaturangaben beruhen meistens auf der Aschenanalyse oder auf der Analyse einer gleichen Blätteranzahl. Seltener wurden Berechnungen auf das Frischgewicht vorgenommen. In meinen Analysen habe ich entweder die Salzkonzentration im Zellsaft bestimmt oder ich berechnete ihre Menge auf die Trockengewichteinheit. K und Mg wurden nur gelöst bestimmt, Ca hingegen nicht nur gelöst, sondern auch im Niederschlag. Vom physiologischen Standpunkt interessieren hauptsächlich die gelösten Salze und ihre Ionen. Diese sind es nämlich, und nicht die gefällten Salze, welche Einfluß auf die Lebensvorgänge ausüben. Die an den Hüllen oder in den Zellen in Gestalt von Kristallen abgelagerten Salze sind vom physiologischen und biochemischen Gesichtspunkte zeitweilig aus dem Stoffwechsel ausge-

schieden. In der tierischen Physiologie sowie in der Medizin wird gerade den gelösten Salzen besondere Bedeutung zugeschrieben. Die Pflanzenphysiologie wendet der Aschenanalyse besondere Aufmerksamkeit zu. Das ungeheure angesammelte Material bietet indes keine genügenden Angaben zum Verständnis der physiologischen Vorgänge.

Meine Beobachtungen wurden in der Umgebung Badens bei Wien auf Kalkböden durchgeführt. Zur Analyse wurde der mit einer Presse ausgedrückte Saft verwendet. Im Saft wurden Ca und organische Säuren bestimmt; Mg und K hingegen wurden im Wasserextrakt aus trockenen Blättern untersucht; in salzsaurem Extrakt wurde das gesamte und das unlösliche Ca bestimmt.

A. Salzkonzentration im Zellsaft.

Tabelle 1 zeigt in Grammäquivalenten die Konzentration der im Zellsaft gelösten Salze. Im Laufe der Jahreszeit vollziehen sich bedeutende Veränderungen in ihrem Gehalt. Die erste Pflanze, *Ballota nigra*, enthält viel Oxalsäure, weshalb sich das ganze Ca im Niederschlage befindet. Die erste Bestimmung dieser Pflanze wurde am 10. Juni, die zweite am 20. August gemacht, d. h. nach Verlauf von mehr als zwei Monaten. Anfangs hatte die Pflanze junge, normal entwickelte und zu gleicher Zeit auch schon alternde, vergilbende Blätter. Später, zur zweiten Frist, als die Pflanze schon fruchtete, wies sie oben und in der Mitte grüne Blätter auf, während die unteren schon vergilbten. Die Durchschnittskonzentration war in diesem Zeitabschnitt stark gestiegen — von 0,483 auf 0,878 n, was 77% ausmacht. Besonders energisch wurde Mg zugeführt, im August war sein Quantum um 115% gestiegen, während K zur selben Zeit nur um 40% gestiegen war.

Die zweite Pflanze, *Verbascum phlomoides*, hatte im Juni ganz junge, sich kaum entfaltende obere Blätter, die mittleren waren normal entwickelt, die unteren wurden schon gelb. Im August stellte die Pflanze das Wachstum ein, bildete Früchte und hatte keine jungen Blätter mehr, sondern nur noch normal entwickelte oder absterbende gelbe. Im Zellsaft waren K, Mg und Ca gelöst; ihre allgemeine Durchschnittskonzentration stieg von 0,285 auf 0,996 n, d. h. um 220%, darunter Ca um 235%, Mg um 531% und K um 115%.

Bei *Scabiosa ochroleuca* wurden im Juni nur Ca und K untersucht, der Gehalt des ersteren veränderte sich kaum, hingegen war K um 38% gestiegen.

Folglich steigt im Laufe des Sommers die Gesamtmenge der Salze und der einzelnen Elemente bedeutend. Diese Schlußfolgerung stimmt

Tabelle 1.

Die Konzentration der Salze im Saft von Blättern verschiedenen Alters, in Grammäquivalenten pro Liter (1,000 = n = Normallösung) ausgedrückt.

Datum	Blätter	Calcium	Magnesium	Kalium	Gesamtkonzentration
	Ballota nigra				
10. VI.	junge Blätter	0	0,247	0,311	0,558
	obere Blätter	0	0,304	0,267	0,571
	mittlere Blätter	0	0,320	0,257	0,571
	untere Blätter	0	0,275	0,167	0,442
20. VIII.	obere Blätter	0	0,583	0,339	0,922
	mittlere Blätter	0	0,616	0,367	0,983
	untere gelbgrüne Blätter	0	0,386	0,347	0,728
	Verbascum phlomoides				
7. VI.	sehr junge Blätter	0,055	0,007	0,079	0,134
	junge Blätter	0,085	0,009	0,106	0,200
	mittlere Blätter	0,170	0,067	0,118	0,355
	untere Blätter	0,220	0,067	0,106	0,393
	untere gelbe Blätter	0,230	0,048	0,063	0,341
20. VIII.	obere Blätter	0,530	0,296	0,318	1,144
	mittlere Blätter	0,485	0,230	0,149	0,864
	untere gelbgrüne Blätter	0,510	0,232	0,138	0,980
	Scabiosa ochroleuca				
24. VI.	junge Blätter	0,155	—	0,085	—
	untere Blätter	0,290	—	0,061	—
24. VIII.	obere Blätter	0,270	0,164	0,105	0,539
	mittlere Blätter	0,260	0,238	0,103	0,601
	untere Blätter	0,280	0,238	0,095	0,613
	Fraxinus excelsior				
18. VII.	sehr junge Blätter	0,029	0,029	0,146	0,204
	junge Blätter	0,070	0,127	0,140	0,337
	mittlere Blätter	0,135	0,156	0,141	0,432
	untere Blätter	0,300	0,362	0,072	0,734

vollkommen mit Beobachtungen des osmotischen Wertes überein, der auch über den Sommer stark ansteigt, wobei die Salze eine wesentliche Rolle spielen. Bei den von mir untersuchten Pflanzen steigt der Gehalt aller Salze und besonders der zweiwertigen Metalle; die Kalikonzentration verändert sich nicht so bedeutend.

An Blättern verschiedenen Alters kann man besonders große Unterschiede beobachten, wenn die Pflanzen ganz junge und schon entwickelte Blätter tragen, also in der ersten Entwicklungsperiode sind. Die ersteren enthalten viel K, nur *Verbascum phlomoides* weist in den ganz jungen, sich eben entfaltenden Blättern davon etwas weniger auf. Nicht selten hat man die Annahme ausgesprochen, K gehe aus den alten Blättern in die jungen über. Aber nach von mir ge-

fundenen Tatsachen läßt sich das nicht behaupten, da bei allen untersuchten Pflanzen die absolute Menge des K im Zellsaft in allen Blättern vom Juni bis zum August zunahm. Bei *Ballota nigra* war die K-Konzentration in den ganz jungen 0,311 n, in den weiter entwickelten 0,257 bis 0,367 n und in den ältesten, schon gelb werdenden 0,167 n; im August hatten die weiter entwickelten 0,339 n und die unteren 0,347 n. Beim Zusammenstellen dieser Ergebnisse könnte man zu dem Schluß gelangen, daß in den vergilbenden Blättern der K-Gehalt von 0,167 n auf 0,347 n gestiegen sei; dem ist jedoch nicht so: die bei der ersten Bestimmung gelben Blätter waren im August schon abgefallen, und jetzt waren die mittleren gelb geworden, welche 0,257—0,367 n hatten; eine Konzentrationssteigerung fand statt, aber nicht in einem so hohen Grade, wie es scheinen konnte.

Bei *Verbascum phlomoides* steigt die K-Menge in Blättern jeden Alters, aber besonders stark in den oberen. Ein Abbau des K beim Gelbwerden der Blätter läßt sich nicht feststellen, obgleich der Unterschied zwischen den oberen und unteren Blättern sehr groß ist; es fanden sich 0,318 n bei den ersteren und 0,138 n bei den zweiten. Aber bei beiden ist im August die allgemeine K-Menge im Vergleich zum Juni bedeutend größer. Man kann nur von einer geringeren K-Speicherung in den Blättern aus dem unteren Stengelteil reden.

Auch *Scabiosa ochroleuca* hat mehr K in den oberen Blättern. Das K nimmt allmählich vom Juni bis August zu.

Für Versuche mit *Fraxinus excelsior* wählte ich junge Bäumchen mit 8—12 Blätterpaaren, die sehr verschiedenen Alters waren: die obersten entfalteten sich gerade und hatten eine zarte Oberhaut, weiter unten kamen junge im Wachsen begriffene Blätter mit ausgebildeter Kutikula, und noch tiefer standen vollständig ausgebildete Blätter, die ihr Wachstum eingestellt hatten. In den ersten drei Gruppen war die K-Menge annähernd die gleiche, nur in den alleruntersten war der K-Gehalt um 50% geringer. In diesem Falle könnte man schon an ein Abfließen des K aus den ausgewachsenen nach den jungen Teilen denken, wie es beim herbstlichen Blätterfall beobachtet wird.

Magnesium wird am meisten in den mittleren Blättern gefunden. Bei *Ballota nigra* war seine Konzentration in den mittleren Blättern im Juni 0,304—0,320 n und in den unteren vergilbenden bloß 0,115 n, d. h. 2,7 mal geringer; im August hatten die ersteren 0,616 n und die letzten 0,386 n, d. h. 1,6 mal weniger. Aber die absolute Mg-Menge nahm bei beiden Blättergruppen zu, folglich fand ein Abwandern nicht statt. Es erfolgte nur ein ungleichmäßiger Zustrom; in die

mittleren Blätter wurde Mg in größeren Mengen zugeführt als in die unteren.

Verbascum phlomoides hatte im Juni Blätter sehr verschiedenen Alters; die jüngsten hatten wenig Mg, die mittleren bedeutend mehr, die unteren aber wieder etwas weniger. Im Laufe des Sommers steigt die Mg-Menge bedeutend, wird 4—5 mal größer, der stärkste Zufluß gilt aber den Blättern, die zu oberst stehen. Ich glaube, daß hier die äußeren Bedingungen einen wesentlichen Einfluß ausüben, die oberen Blätter sind stärker belichtet, befinden sich in einer trockneren Atmosphäre und sind mehr den Winden ausgesetzt, so daß bei ihnen die Verdunstung energisch vor sich geht und aus dem Boden das Wasser und die Lösungen von Salzen intensiv zuströmen.

Bei *Fraxinus* ist der Unterschied im Mg-Gehalt zwischen den jüngsten und den unteren voll entwickelten Blättern ungewöhnlich groß; seine Konzentration steigt von den oberen Blättern nach den unteren allmählich von 0,029 n auf 0,362 n, d. h. um 1138%. Besonders groß ist der Sprung bei der ersten Phase der Entwicklung; in dieser Periode steigt die Mg-Konzentration um 338%, und weiterhin wächst sie noch allmählich um 185%.

In den ersten Entwicklungsstadien, solange die Pflanze noch im Wachstum begriffen ist, vermehrt sich der Calciumgehalt auch sehr stark. In dieser Periode ist der Unterschied zwischen den oberen und unteren Blättern sehr groß. Bei *Verbascum* war die Ca-Konzentration im Juni in den oberen Blättern 0,055—0,085 n und in den unteren 0,220—0,230 n. Im August war der Ausgleich eingetreten, und die oberen enthielten sogar ein wenig mehr Ca als die unteren; aber in beiden war die Konzentration stark gestiegen, im Juni durchschnittlich auf 0,152 n und im August auf 0,508 n, d. h. um 235%.

Das gleiche finden wir bei *Scabiosa* und *Fraxinus*, aber bei der letzten Pflanze wird der Unterschied deutlicher, da die Blätter von sehr verschiedenem Alter waren. Die allerjüngsten hatten 0,029 n und die ältesten 0,300 n, d. h. um 934% mehr.

B. Der Salzgehalt pro Trockengewichtseinheit.

Tabelle 2 zeigt die Salzmenge auf eine Trockengewichtseinheit berechnet. Hier sieht man, wie viel Milligramm Salz auf 1 g Trockengewicht kommen.

Die Kaliummenge, bezogen auf das Trockengewicht, hat sich bei *Ballota* während der Saison im Prozentsatz nicht vergrößert, wie das beim Messen der Zellsaftkonzentration beobachtet wurde. Dieses

Tabelle 2.

Die Menge von Salzen in mg auf 1 g des Trockengewichts.

Datum	Blätter	Calcium im Niederschlag	Calcium in Lösung	Magnesium in Lösung	Kalium in Lösung	Wassermenge
	Ballota nigra					
10. VI.	junge Blätter	14,0	0	7,8	32,1	2,6
	obere Blätter	16,0	0	12,0	33,6	3,2
	mittlere Blätter ..	18,4	0	15,7	39,0	3,9
	untere Blätter ...	18,8	0	7,0	32,8	5,0
20. VIII.	obere Blätter	31,3	0	15,3	28,9	2,2
	mittlere Blätter ..	29,7	0	17,9	33,8	2,4
	untere gelbgr. Bl.	30,0	0	10,9	30,8	2,3
	Verbascum phl.					
7. VI.	sehr junge Blätter	0,8	5,5	—	11,1	3,6
	junge Blätter	0,9	9,2	0,6	17,3	4,2
	mittlere Blätter ..	0,9	20,2	4,8	22,7	4,9
	untere Blätter ...	1,5	25,6	4,8	22,9	5,5
	untere gelbe Blätt.	—	24,0	3,0	15,5	6,3
20. VIII.	obere Blätter	6,5	26,2	8,9	30,6	2,5
	mittlere Blätter ..	4,4	28,3	8,2	19,7	2,9
	untere grüne Blätt.	7,0	24,9	8,1	18,8	2,4
	unt. gelbe tote Bl.	6,5	31,8	9,4	15,2	—
	Scabiosa ochr.					
24. VI.	junge Blätter	8,7	10,7	—	11,2	3,4
	untere Blätter ...	6,3	24,4	—	9,3	3,9
24. VIII.	obere Blätter	7,0	14,1	5,2	10,7	2,6
	mittlere Blätter ..	14,7	14,0	7,9	10,6	2,7
	untere Blätter ...	16,1	16,2	8,2	10,6	2,9
	Fraxinus exc.					
18. VII.	sehr junge Blätter	3,7	1,4	0,9	14,4	2,5
	junge Blätter	5,5	3,3	3,6	12,7	2,3
	mittlere Blätter ..	6,1	5,5	4,0	11,3	2,1
	untere Blätter ...	16,5	11,4	8,4	5,3	1,9

Ergebnis ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß gleichzeitig mit dem K organische Stoffe zugeführt werden. Ein besonders großer Unterschied zwischen den oberen und unteren Blättern ist nicht beobachtet worden.

Verbascum phlomoides hat in ganz jungen Blättern noch verhältnismäßig wenig K, späterhin nimmt seine Menge zu, aber in den unteren vergilbten Blättern nimmt er ab. Während der Saison nimmt der Kaliumgehalt nicht zu, sondern bleibt auf der ganzen Höhe oder baut sogar etwas ab. Ungefähr das gleiche Bild bietet *Scabiosa ochroleuca:* die jungen Blätter enthalten mehr K; bis zum August hat es nicht zugenommen und ist gleichmäßig in den verschieden hoch gestellten Blättern verteilt.

Sehr groß ist der Unterschied an K-Gehalt in den Blättern verschiedenen Alters bei *Fraxinus*, die allerjüngsten haben 14,4 mg, die ausgewachsenen 5, 3 mg. Es ist zu beachten, daß auch die Saftkonzentration sich parallel veränderte.

Magnesium ist am Anfang der Saison in jungen Blättern wenig vorhanden, dann wird es angesammelt, um endlich auf einer gewissen Höhe stehen zu bleiben. In der zweiten Sommerhälfte stieg bei *Verbascum* die Magnesiummenge weiter ums Doppelte an, bei *Ballota* jedoch nur sehr wenig. Im Gegensatz zu K steigerte sich der Mg-Gehalt mit dem Alter der Blätter, was besonders deutlich bei *Fraxinus* hervortrat, die jüngsten Blätter hatten weniger als 1 mg, die mittleren gegen 4 mg und die ganz ausgewachsenen mehr als 8 mg, die gesamte Zunahme beträgt 833 %.

Lösliches Calcium ist in ganz jungen Blättern bei *Verbascum* und *Fraxinus* zu Anfang der Saison sehr wenig vorhanden, dann nimmt es rasch zu, erreicht eine gewisse Höhe und späterhin verändert sich seine Menge nur wenig. *Scabiosa* hatte schon gut entwickelte obere Blätter, als die Probe genommen wurde, auch hatten diese schon eine beträchtliche Menge gelösten Ca. Im Laufe des Sommers strömt Ca aus dem Boden durch die Wurzeln zu, jedoch geht der ganze Überschuß in den Niederschlag über. Wenn der Unterschied in der Menge löslichen Ca während der Saison auch nicht so groß ist, so ist er in Hinsicht auf das ungelöste doch sehr bedeutend. *Verbascum* hatte davon im August 4—7 mal mehr als im Juni, *Scabiosa* ungefähr zweimal und *Ballota* 1,5 mal so viel. Das überschüssig zugeführte Ca wurde in den Niederschlag übergeführt.

Wie wir auf Tabelle 1. sehen, steigt die Salzkonzentration im Zellsaft während der Saison energisch an und kann sich um einige 100 % vermehren, die Salzmenge pro Trockengewichtseinheit wächst viel langsamer, K neigt sogar zum Abnehmen. Bei der zweiten Untersuchung im August hatte *Verbascum* in den unteren Blättern viel weniger K als in den oberen, so daß man also von einem Abwandern dieses Salzes reden könnte, aber bei *Ballota* und *Scabiosa* findet ein solches nicht statt, auch für *Verbascum* gibt es keinen großen Unterschied gegenüber dem Juni. Die untersuchten Pflanzen liefern keinen Beweis für die Behauptung, daß mit dem Altern des Blattes aus demselben das K verschwindet; im Vergleich mit dem Ca ist dieses Verhalten eigenartig, da Ca tatsächlich mit dem Alter der Blätter an Menge zunimmt. Es ist aber zu bemerken, daß meine Beobachtungen auf besonders kalkreichen Böden gemacht wurden. Der Boden übt

aber zweifellos einen starken Einfluß auf den Salzgehalt der meisten Pflanzen aus, und die Regulierungsfähigkeit tritt nicht immer deutlich hervor.

Magnesium steht in der Mitte zwischen K und Ca, im Laufe des Sommers steigert sich seine Menge, aber in älteren Blättern kann seine Menge gering sein, wie es bei *Ballota* bei den Juni- und Augustmessungen und bei *Verbascum* im Juni der Fall war.

Die beschriebenen Beobachtungen bieten keine feste Grundlage für die Annahme, daß die Salze aus den alten Pflanzenteilen in die jüngsten übergehen. Späterhin beim Studium der typischen Kalkpflanzen und auch während des herbstlichen Blattfalles werden wir zu dieser Frage zurückkehren. Die Sache wird dadurch noch kompliziert, daß daß Altern der Blätter von einer Anhäufung von Trockenmasse begleitet wird. Deshalb kann die Umrechnung auf das Trockengewicht ein falsches Bild der tatsächlichen Salzverschiebung liefern. Die Salzmenge im Blatt kann unveränderlich bleiben, aber wegen der Zunahme der Menge von Membranen, mechanischem Gewebe und von Nährstoffen sinkt der Prozentsatz der Salze, was uns zur trügerischen Schlußfolgerung verleitet, das bestimmte Element sei aus dem Blatt verschwunden.

In der letzten Spalte der 2. Tabelle sehen wir, wieviel Wasser auf 1 g Trockengewicht kommt. Im Juni sind die Pflanzen bedeutend reicher an Wasser und dementsprechend relativ ärmer an Trockensubstanz. Bei *Ballota* kommt im Juni auf 1 g Trockengewicht durchschnittlich 4,9 g Wasser und im August 2,6 g; bei *Scabiosa* während der ersten Messung 3,7 g und zur Zeit der zweiten 2,7 g. Diese Veränderungen stehen jedoch in keinerlei Verbindung mit dem Älterwerden der Blätter, im Juni sind die älteren Blätter reicher an Wasser als die jungen, bei *Ballota* ist das Verhältnis 1 : 1,9 und bei *Verbascum* 1 : 1,8, d. h. die alten Blätter enthalten fast zweimal mehr Wasser.

C. Organische Säuren in Blättern verschiedenen Alters.

Es wurden Oxal-, Zitronen- und Apfelsäure bestimmt und außerdem die Gesamtkonzentration aller Säuren. Zu letzterem Zweck wurde zum Zellsaft überschüssiges Calciumchlorid und das dreifache Volumen Alkohol hinzugefügt. Unter diesen Bedingungen werden die meisten Säuren ausgefällt; ungefällt bleiben Milchsäure, Essigsäure und noch einige Säuren, welche, wie meine Beobachtungen zeigten, in den von mir untersuchten Pflanzen entweder gänzlich fehlen oder, wie die Milchsäure, nur in sehr unbedeutender Menge vorhanden sind.

Tabelle 3.

Organische Säuren in Blättern verschiedenen Alters.

Datum	Blätter	Alle Säuren, Konzentration in n	Oxalsäure		Zitronensäure	
			mg auf 1 g Trockengewichts	Konzentration in n	mg auf 1 g Trockengewichts	Konzentration in n
	Ballota nigra		Oxalsäure			
10. VI.	junge Blätter	0,320	36,4	0,073	6,9	0,041
	obere Blätter	0,315	41,8	0,071	7,8	0,037
	mittlere Blätter ..	0,320	44,0	0,078	8,6	0,034
	untere grüne Bl.	0,290	53,7	0,073	6,5	0,022
	untere gelbe Bl.	0,230	55,0	0,073	5,9	0,017
20. VIII.	obere Blätter	0,545	83,4	0,111	2,9	0,020
	mittlere Blätter ..	0,590	81,3	0,120	4,0	0,027
	untere gelbe Bl.	0,540	75,0	0,111	4,4	0,030
	Verbascum phl.		Apfelsäure			
7. VI.	sehr junge Blätter	0,105	27	0,081	7,5	0,023
	junge Blätter	0,145	34	0,093	9,2	0,027
	mittlere Blätter ..	0,230	65	0,161	11,4	0,030
	mittlere Blätter ..	0,265	—	—	11,3	0,030
	untere Blätter ...	0,410	64	0,164	15,7	0,042
	untere gelbe Bl.	0,430	111	0,320	21,4	0,064
20. VIII.	obere Blätter	0,665	75	0,443	17,8	0,112
	mittlere Blätter ..	0,625	73	0,383	24,5	0,131
	untere gelbgr. Bl.	0,630	—	—	31,1	0,200
	Scabiosa ochr.					
24. VI.	obere Blätter	0,140	22	0,097	7,9	0,036
	untere Blätter ...	0,298	64	0,248	14,0	0,053
24. VIII.	obere Blätter	0,370	43	0,246	12,8	0,077
	mittlere Blätter ..	0,370	42	0,233	12,3	0,072
	untere Blätter ...	0,380	45	0,227	15,3	0,083
	Fraxinus exc.					
18. VII.	sehr junge Blätter	0,085	9	0,054	2,3	0,014
	junge Blätter	0,130	17	0,110	2,3	0,016
	mittlere Blätter ..	0,190	20	0,142	3,1	0,024
	untere Blätter ...	0,420	47	0,368	7,8	0,064

Der Zellsaft von *Ballota nigra* (s. Tabelle 3) enthält gewöhnlich keine Apfelsäure und wenig Zitronensäure. Diese beiden Säuren herrschen in den an löslichem Ca reichen Pflanzen vor. *Ballota* führt viel Oxalsäure, deren größerer Teil sich im Niederschlag befindet. Die gelöste Säure ist quantitativ gleichmäßig in den Blättern verschiedenen Alters verteilt, im August etwas reichlicher vorhanden als im Juni. Aber infolge des Ca-Zuflusses steigert sich der Oxalatniederschlag ununterborchen, auf 1 g Trockengewicht führten die jüngeren Blätter davon im Juni 36,4 mg und die älteren vergilbenden 55,0 mg; im August stieg er bis 80 mg. Zitronensäure nimmt mit dem Alter nicht zu,

sondern eher ab, wie in der Konzentration, so auch auf das Trockengewicht bezogen.

Die im Zellsaft von *Ballota* gelöste Gesamtsäurenmenge übertrifft um ein Bedeutendes die Summe der Oxal- und Zitronensäure, was auf das Vorhandensein anderer Säuren hinweist, welche von mir nicht einzeln bestimmt wurden. Im Juni führten die oberen Blätter mehr Säuren als die unteren, ihre Konzentration war im Durchschnitt 0,295 n; im August vollzog sich eine bedeutende Steigerung, die Durchschnittshöhe war fast ums Doppelte gestiegen — auf 0,558 n.

Die Gesamtsäurekonzentration und deren Verteilung in verschieden-altrigen Blättern entspricht ungefähr der Mg-Konzentration (vgl. Tab. 1). Im Juni war die Durchschnittskonzentration für die Säuren 0,295 n und für Mg 0,246 n; im August war erstere auf 0,558 n und letztere auf 0,528 n gestiegen. In beiden Fällen war die Mg-Menge etwas geringer. Außer Mg ist noch K vorhanden, dessen Quantität recht bedeutend ist, obwohl es hinter Mg zurückbleibt. Die Summe ihrer Konzentrationen übersteigt beträchtlich die Gesamtsäurenkonzentration, die ich im Juni fand, ebenso auch die vom August: im Juni betrug sie 0,486 n (bei den Säuren 0,595 n) und im August 0,878 n (bei den Säuren 0,558 n). Es ist anzunehmen, daß im Safte, wie auch im Blutserum, ein sogenanntes Anionendefizit sich befindet, welches nur teilweise durch organische Säuren gedeckt wird.

Bei *Verbascum phlomoides* steht an erster Stelle Apfelsäure. Diese Pflanze ist reich an löslichem Ca. Ihre Konzentration im Safte und ihr Gehalt, auf die Trockengewichtseinheit bezogen, steigen mit dem Alter der Blätter. Die Konzentration steigt stärker; im Verlaufe von 2 Monaten war sie in grünen Blättern aufs 2,5fache gestiegen; auf die Trockengewichtseinheit bezogen aber bedeutend weniger, da zu gleicher Zeit die Trocken-Substanz angewachsen war. Zitronensäure führt diese Pflanze in 3—4 mal geringerer Menge als Apfelsäure. Ihre Verteilung in den Blättern verschiedenen Alters verschiebt sich nach denselben Regeln während der Saison wie auch die Äpfelsäureverteilung: ihre Menge ist in alten Blättern größer, steigt zum Ende der Saison, und schließlich vermehrt sie sich, auf den Zellsaft bezogen, schneller als im Niederschlag. Die Gesamtsumme aller Säuren übersteigt nur in geringem Ausmaße die Summe der Apfel- und Zitronensäure. Deshalb ist die Verteilung aller Säuren denselben Regeln unterworfen wie die der beiden obengenannten.

Die Verteilung von Ca und Mg vollzieht sich im allgemeinen auch nach denselben Regeln. Hier läßt sich die gleiche Abhängigkeit

von Alter und Entwicklungszustand beobachten. K hingegen ist vorwiegend in jungen Pflanzenteilen und überhaupt in oberen Blättern vorhanden. Wenn uns auch die Beweise für die Annahme fehlen, daß im Pflanzeninnern eine Verschiebung aus einem Teil nach einem anderen stattfindet, in diesem Falle aus älteren Teilen nach jüngeren, so sind wir doch jedenfalls berechtigt, von einer verschiedenen Salzverteilung in Blättern verschiedenen Alters und verschiedener Lage an der Pflanze zu sprechen, d. h. von verschiedener Versorgung der jungen und alten, oder oberen und unteren Blätter.

Am Anfang der Saison ist die Menge der Salze ungefähr gleich der Menge der organischen Säuren, die Metallkationen sind mit den Anionen der organischen Säuren im Gleichgewicht. Aber zum Ende der Saison beginnen die ersteren, d. h. die Kationen, den Vorrang einzunehmen. Hierfür können dieselben Erklärungen gelten wie bei *Ballota*.

Scabiosa führt auch vorwiegend Apfelsäure, während Zitronensäure den zweiten Platz einnimmt; ihre Summe kommt ungefähr der Konzentration aller nach Ca bestimmten Säuren gleich, so daß für die übrigen Säuren, außer den zwei genannten, sehr wenig bleibt. In der jungen Pflanze ist der Unterschied zwischen oberen und unteren Blättern sehr groß, aber nach Eintritt der vollständigen Entwicklung (s. August) führen die Blätter in allen Höhenlagen annähernd dieselbe Konzentration der organischen Säuren. Bei *Scabiosa* ist gleich wie bei den anderen Arten die Salzkonzentration höher als die Säurekonzentration.

Bei *Fraxinus* wurden im Juli nur die Blätter verschiedenen Alters verglichen. Auch hier nimmt Apfelsäure den ersten Platz ein; Zitronensäure ist sehr wenig vorhanden. Von den oberen Blättern zu den unteren hin stieg die Konzentration aller Salze um 394 %, die der Apfelsäure um 582 % und die der Zitronensäure um 357 %. Auch hier hat die Konzentration der Summe aller Salze den Vorrang vor der Konzentration aller organischen Säuren.

2. Salze und organische Säuren bei Kalkpflanzen.

In der Umgebung Badens finden wir eine ausgesprochen typische Kalkflora, worunter man Arten antrifft, die nur für diese Böden bezeichnend sind oder vorwiegend auf diesen sich entwickeln. Zu Beginn meiner Beobachtungen hatten die meisten Pflanzen das erste Entwicklungsstadium beendet, die Blüte war vorbei, und sie trugen schon Früchte. Deshalb wiesen sie kaum noch junge, sich entwickelnde Blätter auf, andererseits waren alternde und vergilbende Blätter an ihnen noch sehr selten; die Mehrzahl bestand aus voll ausgebildeten grünen Blättern.

A. Calcium.

Zu den typischsten Vertretern der Kalkflora gehört *Globularia cordifolia*. In Tabelle 4 und 5 sieht man den Salzgehalt, auf die Trockengewichtseinheit bezogen, und die Salzkonzentration im Zellsaft. Messungen fanden am 1. Juli und am 22. August statt. Bei der ersten Messung hatte sie viel weniger Ca als K und Mg, bis zum zweiten Termin jedoch war eine große Veränderung eingetreten: die K- und Mg-Menge war fast die gleiche geblieben, während Ca ungewöhnlich gestiegen war. Seine Zunahme geschah nicht nur auf Kosten des Zuflusses von außen, sondern auch durch Lösung des vorhandenen Niederschlags. Beim ersten Termin betrug die Gesamtcalciummenge 13,8 mg auf 1 g Trockengewicht und bei der zweiten Messung 17,4 mg, aber am Anfang war der Hauptteil gefällt, nämlich 9,2 mg, und nur 4,6 mg im

Tabelle 4.
Die Konzentration der Salze bei Kalkpflanzen.

Datum	Blätter	Calcium	Magnesium	Kalium	Gesamtkonzentration in n
	Globularia cordifolia				
1. VII.	mittlere Blätter	0,115	0,173	0,193	0,481
22. VIII.	mittlere Blätter	0,445	0,190	0,206	0,816
	Pulsatilla grandis				
24. VI.	innere Blätter	0,275	0,164	0,092	0,531
	äußere Blätter	0,255	0,164	0,100	0,519
15. VIII.	mittlere Blätter	0,580	0,317	0,093	0,990
	Scorzonera austriaca				
24. VI.	innere Blätter	0,085	Spuren	—	—
	äußere Blätter	0,110	Spuren	0,138	0,248
15. VIII.	mittlere Blätter	0,340	0,255	0,091	0,686
	Leontodon incanus				
17. VI.	innere Blätter	0,075	0,168	0,142	0,385
	äußere Blätter	0,100	0,100	0,152	0,352
15. VIII.	mittlere Blätter	0,245	0,444	0,113	0,802
	Anthyllis vulneraria				Ca + Mg
22. VI.	obere Blätter	0,520	0,345	—	0,865
	untere Blätter	0,545	0,362	—	0,907
22. VIII.	obere Blätter	1,055	0,739	—	1,894
	untere Blätter	1,120	0,640	—	1,760
	Vincetoxicum officinale				
17. VI.	obere Blätter	0,105	—	—	—
	mittlere Blätter	0,085	—	—	—
	untere Blätter	0,060	—	—	—
22. VIII.	obere Blätter	0,385	0,756	0,082	1,221
	untere Blätter	0,300	0,559	0,074	0,939

Zellsaft gelöst. Hingegen waren im August im Niederschlag nur 2,5 mg und gelöst 14,9 mg. So hatte sich das ganze Ca um 26 % vermehrt und das gelöste um 224 %, was auf Kosten der Lösung des Vorrats geschehen war.

Tabelle 5.

Die Menge von Salzen in mg auf 1 g des Trockengewichts bei Kalkpflanzen.

Datum	Blätter	Calcium im Niederschlag	Calcium in Lösung	Magnesium in Lösung	Kalium in Lösung
	Globularia cordifolia				
1. VII.	mittlere Blätter	9,2	4,6	4,3	15,2
22. VIII.	mittlere Blätter	2,5	14,9	3,8	13,3
	Pulsatilla grandis				
24. VI.	innere Blätter	8,8	13,3	4,9	8,6
	äußere Blätter	10,9	12,1	4,7	9,4
15. VIII.	mittlere Blätter	3,6	24,2	8,1	7,6
	Scorzonera austriaca				
24. VI.	innere Blätter	6,9	5,3	Spuren	18,9
	äußere Blätter	8,0	7,6	Spuren	—
15. VIII.	mittlere Blätter	5,4	19,7	8,5	9,9
	Leontodon incanus				
17. VI.	innere Blätter	30,9	6,6	9,0	24,4
	äußere Blätter	27,0	7,7	4,6	22,6
15. VIII.	mittlere Blätter	27,0	17,0	15,5	12,6
	Anthyllis vulneraria				
22. VI.	obere Blätter	18,6	42,9	17,4	—
	untere Blätter	23,4	49,6	20,0	—
22. VIII.	obere Blätter	21,5	64,3	27,3	—
	untere Blätter	14,0	69,8	24,5	—
	Vincetoxium officinale				
22. VI.	obere Blätter	5,6	4,7	—	—
	mittlere Blätter	6,1	6,6	—	—
	untere Blätter	7,1	7,9	—	—
27. VIII.	obere Blätter	10,6	20,6	24,1	7,6
	untere Blätter	12,3	17,2	19,5	9,3

Wir wollen uns jetzt ein wenig ausführlicher mit der interessanten Erscheinung der Lösung des schon ausgefällten Ca befassen. Sie kommt hauptsächlich bei Kalkpflanzen vor und tritt sehr selten bei anderen Arten auf. Die Menge des gelösten wie des ungelösten Ca steigt gewöhnlich mit dem Alter. Es könnte scheinen, daß das ausgefällte Ca schon nicht mehr in die Lösung zurückkehrt und ganz aus dem physiologischen Stoffwechsel verschwindet. Das letztere ist besonders bezeichnend für Pflanzen, die reich an Oxalsäure sind, welche bei *Globularia* gänzlich fehlt.

Die Lösung des Niederschlags erfolgt auch bei *Pulsatilla grandis*[1]), jedoch nicht im selben Ausmaß. Zur ersten Frist am 24. Juni wurden die inneren jüngeren Blätter und die äußeren, älteren untersucht. Die ersteren führten etwas mehr gelöstes Ca als die letzteren, welche wiederum reicher an ausgefälltem Ca waren (um 24%). Im August waren Veränderungen eingetreten: die Ca-Gesamtmenge war von 23,0 auf 27,8 mg, ungefähr um 7%, gestiegen; die Menge des gelösten Ca von 0,265 auf 0,580 n, d. h. um 119%. Das Ca war zum Teil aus dem Boden gekommen, aber hauptsächlich hatte sich sein Niederschlag gelöst. Dieser hatte anfangs 9,9 mg betragen, und jetzt waren nur 3,6 mg geblieben.

Dasselbe geschieht bei *Scorzonera austriaca*. Im Juni führten die jüngen Blätter weniger Ca — 12,1 mg, und die älteren Blätter — 15,6, durchschnittlich 13,9 mg. Im August wurden nur die mittleren Blätter genommen, hier war die Ca-Menge bis 25,1 mg, also um 80%, gestiegen; im selben Zeitraum war seine Konzentration im Safte von 0,098 n (Durchschnittszahl) auf 0,340 n gestiegen, also um 247%, was seine Erklärung zum Teil in der Zufuhr von außen, hauptsächlich aber im Auflösen des Niederschlags findet.

Etwas ganz Ähnliches beobachten wir bei *Anthyllis vulneraria*. Im Juni führen die unteren Blätter mehr unlösliches und lösliches Ca, im August ist seine Menge auch etwas gestiegen, jedoch ist der Unterschied zwischen Blättern verschiedenen Alters unbedeutender. Das Ende des Sommers wird durch eine starke Steigung der Konzentration charakterisiert, von 0,533 n (im Durchschnitt) auf 1,088 n, wobei das ungelöste Ca um 43% absank — von 31,0 mg auf 17,8 mg.

Der Vorgang tritt bei *Leontodon incanus* weniger deutlich zu Tage. Im Juni sind die inneren jüngeren Blätter reicher an gelöstem Ca. Im August war die Menge des im Niederschlag befindlichen Ca unverändert geblieben, jedoch die Menge des löslichen war sehr gestiegen, von 0,088 n auf 0,245 n, also um 178%.

Bei *Vincetoxicum officinale* findet keine Lösung des Niederschlags statt, die Mengen des gelösten und des ungelösten Ca steigen an. Im Juni, in der Zeit der Blüte, wurden obere, mittlere und untere Blätter untersucht. Mit dem Alter der Blätter steigt der Ca-Gehalt von den oberen nach den unteren Blättern an, das lösliche von 0,060 n auf 0,105 n und das ausgefällte von 5,6 auf 7,1 mg. Im August steigt hauptsächlich die lösliche Form und besonders in den oberen Blättern,

1) *Pulsatilla grandis* Wenderoth = Anemone *Pulsatilla* L. subsp. *grandis* (Wedn.) Gürke.

die nun reicher an Ca sind als die unteren; in ihnen veränderte sich die Konzentration von 0,083 n auf 0,343 n, also um 312%. Das unlösliche Ca stieg um 82%, im Juni fielen davon auf die Trockengewichtseinheit 6,3 mg und im August 11,0 mg.

Die oben angeführten Ergebnisse sind auf Tabelle 4 und 5 zusammengefaßt, wo wir die Ca-Durchschnittskonzentration im Zellsafte im Juni und im August wie auch seine Menge im Niederschlag sehen; auch ist Ab- nnd Zunahme beider Formen dieses Salzes in Prozenten berechnet. In der Regel steigt die Saftkonzentration nicht weniger als um 100%, häufiger jedoch um 200% oder sogar um 300%. Die Veränderung in der Ca-Konzentration habe ich in meinen vorgegangenen Arbeiten behandelt, doch wurde da dem Einfluß des Bodens die Hauptaufmerksamkeit geschenkt. Je reicher der Boden an Ca ist, desto mehr wurde davon in der Lösung angetroffen. — Die älteren Forscher stellten den Ca-Zuwuchs in der Asche in Abhängigkeit vom Boden und Alter. Es wurde allgemein angenommen, die Ca-Anreicherung sei das unvermeidliche Ergebnis des Bodeneinflusses, von wo es ununterbrochen zuströme. Dieser Zufluß galt als unvermeidliches Übel, mit dem das Altern der Organismen zusammenhinge. Die vorzugsweise Siedlung einiger Arten auf Kalkböden wurde von den meisten Forschern nicht als Bestreben der Pflanzen betrachtet, Ca als Nährstoff zu erhalten, sondern aus dem Bedürfnis nach einem alkalischen Substrat erklärt. Gleicherweise wird die Wirkung der in der Landwirtschaft so verbreiteten Kalkdüngung nicht durch das Ca-Bedürfnis der Pflanzen erklärt, sondern durch Veränderungen der Bodenreaktion, welche einen günstigen Einfluß auf die Vorgänge im Boden ausüben.

Ich habe in meinen Arbeiten wiederholt darauf hingewiesen, daß eine bedeutende Ca-Speicherung im Saft für viele Pflanzen bezeichnend ist. Einige auf kalkarmen Böden wachsende Arten nehmen davon energisch große Mengen auf, und der Gehalt ihres Saftes unterscheidet sich in dieser Beziehung sehr von der umgebenden Flora. Das Ca geht bei seinem Eintritt in die Pflanze Verbindungen mit den organischen Säuren ein und spielt eine bestimmte Rolle in der Regulierung des osmotischen Wertes.

Tabelle 6 zeigt Beispiele einer auffälligen Steigerung der Ca-Konzentration. Diese Erscheinung dürfte eine natürliche Folge des Wachsens auf Kalkboden sein, wo das Ca ununterbrochen mit dem Wasser zuströmt. Sein Gehalt steigt jedoch nicht nur infolge einer Zufuhr von außen, sondern auch durch Lösung des früher angesammelten Niederschlags. Folglich ist die Ca-Speicherung im Safte nicht das

Ergebnis eines Einflusses von außen, sondern sie entspricht dem physiologischen Bedürfnis der Pflanze, die zu dessen Befriedigung den Niederschlag auflöst; z. B. wird bei *Globularia* 73% Ca, bei *Pulsatilla* 64% usw. aufgelöst.

Tabelle 6.

Die Veränderung des Calciumsgehalts während des Sommers.

Pflanzen	Mittlere Konzentration Ca im Saft, in n			mg Ca im Niederschlag auf 1 g des Trockengewichts		
	Juni	August	Veränderung	Juni	August	Veränderung
Globularia cordifolia	0,115	0,445	+ 287 %	9,2	2,5	— 73 %
Pulsatilla grandis ..	0,265	0,580	+ 119 %	9,9	3,6	— 64 %
Scorzonera austriaca	0,098	0,340	+ 247 %	7,5	5,4	— 28 %
Anthyllis vulneraria	0,533	1,088	+ 104 %	31,0	17,8	— 43 %
Leontodon incanus .	0,088	0,245	+ 178 %	29,0	27,0	— 7 %
Vincetoxicum off. ..	0,083	0,343	+ 312 %	6,3	11,5	+ 82 %

So ergibt sich eine ganz unerwartete Schlußfolgerung: Eine auf Kalk, fast auf bloßem Stein mit sehr dünner Bodenschicht wachsende Pflanze empfindet einen Ca-Mangel und ist gezwungen, die schon vorhandenen Vorräte aufzulösen und auszunützen. Einige Pflanzen brauchen große Mengen Ca, und seine riesigen Ansammlungen in der Zelle bedeuten kein unvermeidliches Übel, sondern dienen einem physiologischen Bedürfnis, das so oder so befriedigt werden muß, entweder durch Absorption von außen oder durch Auflösung des eigenen Niederschlags. Aber diese Schlußfolgerungen können sich nur auf eine bestimmte Pflanzengruppe erstrecken, auf die physiologisch Calciophilen, wie ich sie in meinen früheren Arbeiten bezeichnet habe. Ich habe vorgeschlagen, die Pflanzen nicht nach ihrem Vorkommen auf einem bestimmten Substrat, in dem dieses oder jenes Element vorwiegt, zu klassifizieren, sondern nach dem physiologischen Bedürfnis der Pflanze nach einem Element, abgesehen vom Standort.

Unter physiologisch Calciophilen verstehen wir die Arten, welche besonders energisch Ca aufnehmen, auch wenn sie auf kalkarmen Böden vorkommen. Zu dieser Gruppe gehört eine bedeutende Anzahl der für Kalkböden bezeichnenden Pflanzen. Andererseits können ja auf Kalkböden solche Pflanzen wachsen oder mit Vorliebe siedeln, die kein Bedürfnis nach großen Mengen Ca haben; sie werden hier durch andere Eigenschaften des Substrats angezogen, z. B. die alkalische Reaktion, den Salzreichtum, die Stickstoffprodukte usw. Als Beispiel dürfen *Ballota nigra* und *Viola odorata* dienen, welche sehr verbreitet auf Kalk-

böden sind und dabei gar kein gelöstes Ca führen. In ihrem Safte finden wir Oxalsäure, welche das Ca fällt; dieses liegt als toter Ballast da, ohne an den physiologischen Vorgängen teilzunehmen. Nicht selten sind auf Kalkböden auch andere an Oxalaten reiche und das gelöste Ca ganz entbehrende Arten, wie z. B. *Rumex*-Arten, *Geranium robertianum*, *Melandryum album*, *Silene vulgaris* und andere. Zu der Gruppe der Ca Entbehrenden gehören noch einige Borraginaceen, wie z. B. *Echium vulgare*, *Cynoglossum officinale*, *Pulmonaria officinalis* u. a., oder auch *Sambucus*-Arten, welche, obwohl sie keine Oxalsäure führen, doch auch kein gelöstes Ca enthalten. Die aufgezählten Pflanzen siedeln auf Kalkböden nicht, weil sie Ca brauchen, sondern sie finden hier am Substrat noch irgendwelche andere Eigenschaften, die nicht nur unschädlich sind, sondern einen gewissen Nutzen bringen. Man darf das Siedeln der Pflanzen auf Kalk- oder anderen Böden nicht nur durch einen einzigen Faktor erklären wollen.

B. Magnesium und Kalium.

Mg und K werden meistens im wässrigen Auszug und nicht unmittelbar im Zellsaft bestimmt.

Mg wird im Laufe des Sommers im Safte gleich wie K gespeichert; oft führen ältere Blätter mehr; jedoch ist diese Erscheinung hier nicht so beständig wie bei Ca. Der Altersunterschied war jedoch bei allen untersuchten Kalkpflanzen kein bedeutender, alle ihre Blätter waren schon ausgebildet, nur an *Anthyllis vulneraria* waren die oberen Blätter jünger, zugleich aber auch ärmer an Mg. Bei entwickelten Pflanzen, wie *Pulsatilla grandis*, ist kein Unterschied zu vermerken, und *Leontodon incanus* führt in jüngeren, inneren Blättern sogar mehr Mg als in den äußeren und damit älteren.

Die während des Sommers eintretenden Veränderungen verlaufen für Mg in derselben Richtung wie für Ca, d. h. es wird im Pflanzensaft angesammelt. Das ist aus Tab. 7 ersichtlich, wo wir die Mg-Durchschnittskonzentration im Juni und August finden. *Scorzonera austriaca* hatte im Juni kaum Mg und im August 0,255 n; bei *Anthyllis vulneraria* hatte sich die Konzentration verdoppelt und stieg bis 0,690 n. Ungefähr ebenso hoch war sie auch bei *Vincetoxicum officinale*, bei *Pulsatilla* war sie ums Doppelte gestiegen, bei *Leontodon* ums Dreifache und nur bei *Globularia* um 11%.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die physiologische Rolle des Mg im Zellsaft derjenigen des Ca sehr nahe kommt, einige seiner Salze lösen sich sogar viel leichter. Tab. 7 bringt die Konzentrationssumme

dieser beiden Elemente und zeigt in Prozentverhältnissen ihre Steigerung vom Juni bis zum August, wo sie ihren Höhepunkt erreicht und bei verschiedenen Arten zwischen 0,600 n bis 1,800 n schwankt. Die Zahlen zeigen, welche große Bedeutung diese beiden Elemente im Saft der Kalkpflanzen und somit für ihre physiologischen Prozesse haben. Aber ich muß betonen, daß ich normale oder grammäquivalente Lösungen gegeben habe, um die Konzentrationen der Kationen und Anionen der organischen Säuren zu vergleichen; von diesen sind Apfel- und Oxalsäure zweibasisch und Zitronensäure dreibasisch. Um grammmolekulare Verhältnisse zu gewinnen, müssen die Zahlgrößen der zweiwertigen Metalle Ca und Mg zur Hälfte geteilt werden.

Tabelle 7.

Die Veränderung des Calcium- und Magnesiumsgehalts während des Sommers.

Pflanzen	Mittlere Konzentration Mg im Saft, in n			Gesamtkonzentration von Ca und Mg, in n		
	Juni	August	Veränderung	Juni	August	Veränderung
Scorzonera austriaca	Spuren"	0,255	+ 255 %	0,098	0,589	+ 500 %
Anthyllis vulneraria	0,354	0,690	+ 95 %	0,887	1,778	+ 100 %
Leontodon incanus ..	0,134	0,444	+ 232 %	0,222	0,689	+ 211 %
Pulsatilla grandis ..	0,164	0,317	+ 114 %	0,429	0,897	+ 109 %
Globularia cordifolia	0,173	0,195	+ 11 %	0,288	0,640	+ 122 %

Einige Arten der Kalkpflanzen führen verhältnismäßig viel K. Um seine Konzentration mit den zweiwertigen Metallen zu vergleichen, teilen wir, wie angegeben, die in Tabelle 4 vermerkten Zahlen durch 2; dadurch gewinnen wir die Konzentration in Grammionen. Für K ist sie im Durchschnitt bei *Leontodon* im Juni 0,147 GI und für die Summe von Ca und Mg bloß 0,111 GI, das Verhältnis dieser Größen ist 1 : 0,75; K spielt die Hauptrolle. Im August hatte seine Menge bis 0,113 GI abgenommen, während die Konzentration der zweiwertigen Metalle bis 0,345 GI gestiegen war; jetzt hat sich das Verhältnis zugunsten der letzteren verändert und beträgt 1 : 3,1. Dasselbe Bild bietet *Scorzonera:* im Juni 0,138 GI für K und 0,098 GI für Mg + Ca, und im August 0,091 GI für ersteres und 0,298 GI für letzteres; das Verhältnis war anfangs 1 : 0,71 zugunsten des K und sank dann auf 1 : 3,3. Und bei *Pulsatilla* war das Verhältnis im Juni 1 : 2,2 und im August 1 : 4,9, und endlich bei *Globularia* zu Anfang der Saison 1 : 0,7 und zum Schluß 1 : 1,6. So nimmt die Rolle des K allmählich ab und an erster Stelle stehen Ca und Mg.

Bei Pflanzen ist das Verhältnis zwischen ein- und zweiwertigen Metallen kein streng beständiges, wie es für die Tiere bezeichnend ist es unterscheidet sich nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern bei ein und derselben Pflanze kann es in weitem Umfange schwanken oder sich im Laufe der Entwicklungsperiode ändern. Die K-Konzentration zeigt vom Juni bis zum August die Neigung, abzunehmen; was noch deutlicher hervortritt bei der Berechnung auf die Trockengewichtseinheit. So führte *Scorzonera* im Juni 18,9 mg und im August bloß 9,9 mg, also um 48 % weniger; *Leontodon* hatte anfangs 29,5 mg und später 12,6 mg, also um 46 % weniger. Minder intensiv äußert sich die Abnahme bei *Pulsatilla* — um 16 % — und bei *Globularia* — um 13 %.

Zu den gleichen Ergebnissen kann man auch bei der Berechnung auf Asche gelangen, wie es bis jetzt die meisten Forscher taten. Das berechtigte zu der Schlußfolgerung, das K ginge im Laufe der Entwicklung der Organe in die jüngeren Teile über. Es wurde jedoch mehrmals darauf hingewiesen, daß der Rückgang des K in der Asche bloß ein scheinbarer sein könne, als Folge des Zuwachses anderer Elemente. Gleicherweise kann auch bei der Berechnung auf das Trockengewicht der Pflanze eine trügerische Schlußfolgerung sich ergeben wegen der Anhäufung organischer Substanzen. Wenn jedoch auf die Konzentration im Zellsaft berechnet wird, können die im Saft zufällig vorkommenden Substanzen keinen Einfluß ausüben. Wie wir oben gesehen haben, nimmt die K-Menge nur in sehr geringem Maße ab, eine stärkere Abnahme fand sich bei *Leontodon* — um 23 %. Das gewonnene Material berechtigt uns nicht, von einem Übergange des K in jüngere Teile und von seiner Abnahme während der Saison zu reden. Auch bei den im ersten Kapitel besprochenen Pflanzen hat die K-Konzentration im Saft während des Sommers nicht nur nicht abgenommen, sondern war noch bedeutend gestiegen.

C. Die organischen Säuren.

Zwischen der Ansammlung von zweiwertigen Metallen und der Steigerung der organischen Säuren, besonders der Apfelsäure, besteht ein Parallelismus. Bei den von mir untersuchten Pflanzen waren die Blätter meist schon fertig gebildet, weshalb der Unterschied zwischen ihnen in Bezug auf den Säuregehalt (Tabelle 8) nicht so groß war. Etwas bedeutender war er bei *Leontodon incanus;* in den inneren jüngeren Blättern war die Konzentration aller Säuren gleich 0,115 n und in den äußeren, etwas älteren Blättern 0,155 n; bei dieser Pflanze betrug der größte Unterschied 35 %. *Vincetoxium officinale* weist einen

Tabelle 8.

Die organischen Säuren bei Kalkpflanzen.

Datum	Blätter	Alle Säuren, Konzentration in n	Apfelsäure		Zitronensäure	
			mg auf 1 g Trockengewichts	Konzentration in n	mg auf 1 g Trockengewichts	Konzentration in n
	Globularia cord.					
1. VII.	mittlere Blätter ..	0,120	11	0,081	8,3	0,064
22. VIII.	mittlere Blätter ..	0,410	23	0,208	14,7	0,138
	Pulsatilla grandis					
24. VI.	innere Blätter ...	0,170	17	0,103	12,0	0,070
	äußere Blätter ...	0,200	25	0,157	10,6	0,069
15. VIII.	mittlere Blätter ..	0,375	25	0,176	25,7	0,192
	Leontodon incanus					
17. VI.	innere Blätter ...	0,115	13	0,045	6,6	0,023
	äußere Blätter ...	0,155	16	0,061	9,9	0,041
15. VIII.	mittlere Blätter ..	0,415	23	0,118	25,1	0,112
	Scorzonera aust.					
24. VI.	innere Blätter ...	0,090	11	0,054	4,7	0,023
	äußere Blätter ...	0,090	15	0,063	8,3	0,038
15. VIII.	mittlere Blätter ..	0,365	46	0,245	23,3	0,130
	Vincetoxicum off.					
17. VI.	obere Blätter	0,190	42	0,163	25,7	0,103
	mittlere Blätter ..	0,210	18	0,072	22,0	0,089
	untere Blätter ...	0,240	23	0,091	21,6	0,089
	Anthyllis vuln.					
22. VI.	obere Blätter	0,910	164	0,583	63,8	0,242
	untere Blätter ...	0,930	211	0,691	76,4	0,263
22. VIII.	obere Blätter	1,365	152	0,746	55,4	0,284
	untere Blätter ...	1,353	165	0.788	72,4	0,362

etwas geringeren Unterschied auf, der Saft der oberen Blätter enthielt 0,190 n, der mittleren 0,210 n und der unteren 0,240 n. Noch mehr ausgeglichen sind die Unterschiede bei *Pulsatilla grandis* und *Anthyllis vulnenaria* — nur 10 % oder sogar 2 %; und schließlich finden wir bei *Scorzonera austriaca* hier und dort eine vollständige Übereinstimmung Gegen Sommerende, wenn die Blätter ihr Wachstum abgeschlossen haben, kann die Säurekonzentration in den oberen Blättern höher sein als in den unteren. Das dürfte durch äußere Umstände bedingt sein, da die oberen Blätter besser belichtet sind und sich in einer trockeneren Atmosphäre befinden. Ein Beispiel dafür bietet *Vincetoxicum officinale*.

Viel größer sind die Veränderungen im Gehalt der organischen Säuren während der Saison; deren Menge wird bei den meisten Kalkpflanzen sehr stark gesteigert, zu gleicher Zeit werden die zweiwertigen

Metalle stark angereichert. Wie wir auf Tab. 6 und 7 sahen, war die Ca-Konzentration bei *Globularia* um 287 % gestiegen, während die Mg-Menge sich kaum verändert hatte. In derselben Zeit war die Konzentration der org. Säuren um dasselbe gestiegen, nämlich um 288 %, von 0,115 n bis 0,445 n. Bei *Leontodon* stieg die Ca-Konzentration um 178 %, die Konzentration von Ca + Mg um 211 % und fast um ebensoviel, um 208 %, die Konzentration der org. Säuren. Bei *Scorzonera* war Ca um 247 %, Ca + Mg um 350 % gestiegen und die org. Säuren um 305 %. Der letzte Zahlenwert steht in der Mitte zwischen den beiden ersten. Bei *Vincetoxicum* stieg Ca um 312 %, Mg war bei der ersten Messung nicht bestimmt worden, und die Menge der org. Säuren stieg in den oberen Blättern um 313 %, jedoch im Durchschnitt um einen kleineren Betrag, bloß um 165 %. Bei *Pulsatilla* war die Ca-Konzentration um 119 % gestiegen, Ca und Mg um 109 % und die org. Säuren um 108 %. Bei *Anthyllis vulnenaria* war die Säurenkonzentration schon im Juni ungewöhnlich hoch und erreichte 0,910 — 0,930 n, zum August war sie noch mehr gestiegen — bis 1,365 n, also um 47 %, wogegen die Menge der zweiwertigen Metalle um 100 % gewachsen war. Bei einer Trockengewichtsberechnung hätten wir aber übereinstimmende Zahlenwerte erlangt: im August war die Ca-Menge nm 45 %, Ca + Mg um 44 % und die org. Säuren um 47 % gestiegen.

Selbstverständlich können wir von den oben beschriebenen Untersuchungen keine arithmetisch genauen Proportionen erwarten, da eine zu große Anzahl äußerer und innerer Faktoren ihren Einfluß ausüben; z. B. bei Erkrankungen der Pflanze an Chlorose beginnt bei einigen Arten eine abnormal hohe Erzeugung von Zitronensäure, was alle Verhältnisse umstößt. Außer Ca und Mg gibt es zudem noch andere Kationen und hauptsächlich K, welches mit organischen Säuren auch Salze bilden kann. Oben habe ich schon auf die überschüssige Beschwerung der Zellen mit Kationen im Vergleich zu den von mir bestimmten Anionen der organischen Säuren hingewiesen. Und schließlich wurden bei meinen Untersuchungen nur die Säuren erfaßt, welche in Alkohollösung einen Niederschlag mit Ca bilden. Die Pflanzenanalyse zeigt, daß der Salz- und Säuregehalt im Saft verschiedener Pflanzen nicht gleich ist, darum darf man nicht erwarten, daß sich die Veränderungen immer nach gleichen Gesetzen vollziehen. Die von uns untersuchten Kalkpflanzen sind von gleichartigem Typus in Bezug auf Salze und organische Säuren, deshalb haben die physiologischen Vorgänge bei ihnen einen ziemlich gleichen Verlauf.

Vom physiologischen Standpunkt ist der parallele Verlauf der Steigerung von Salzkationen und Säureanionen ganz verständlich. Wenn bei der Anreicherung organischer Säuren im Saft nicht Metallkationen hinzuströmten, so würde der Saft mehr und mehr sauer und könnte die Zellen vergiften. Natürlich drängt sich die Frage auf, welcher Vorgang der primäre ist, ob die Säuremenge ansteigt infolge des Zuströmens der Kationen von außen, oder ob die Erzeugung von organischen Säuren durch die Pflanze ein Aufsaugen der Bodensalze nach sich zieht? Es könnte scheinen, daß die Frage zugunsten der Salze zu entscheiden wäre, daß nämlich die auf Kalk lebenden Pflanzen unbedingt Ca aufnehmen und ansammeln müßten, während die Erzeugung von organischen Säuren als eine Reaktion des Organismus auf Einwirkungen von außen erschiene. Die Frage kann aber auch umgekehrt beantwortet werden, wenn nämlich die Pflanze als ein Organismus zu betrachten ist, der seine Bedürfnisse reguliert. Bekanntlich besitzen die Wurzeln eine regulierende Fähigkeit: sie nehmen einige Salze auf und beschränken den Zutritt anderer. Auf ein und demselben Boden nehmen verschiedene Arten Salze in gänzlich verschiedenen Verhältnissen auf, worauf ich in meinen früheren Arbeiten hingewiesen habe.

Um ein physiologisches Bedürfnis zu befriedigen, erzeugt die Pflanze in einer bestimmten Entwicklungsperiode organische Säuren, zu deren Neutralisierung dann eine verstärkte Aufnahme von Bodensalzen beginnt. Wenn jedoch die Absorption von außen her sich als ungenügend erweist, fängt das früher aufgespeicherte und im Niederschlage aufbewahrte Ca an, sich zu lösen. Die Lösung des Niederschlages ist deutlich auf Tabelle 6 zu sehen; so ging bei *Globularia* im August 73% Ca aus dem Niederschlag in Lösung über, bei *Pulsatilla* 64% usw. Nur bei *Vincetoxicum* ist dieser Vorgang nicht beobachtet worden, hier zeigte sich sogar ein Übergang des Ca in den Niederschlag. Das mochte von der eigenartigen physiologischen Struktur dieser Pflanze abhängen, die sich von den typischen Kalkarten unterscheidet: *Vincetoxicum* enthält eine bedeutende Menge Oxalsäure, welche bei anderen Kalkpflanzen nicht vorhanden ist und mit Ca einen schwer löslichen Niederschlag bildet.

Die Ansammlung von Ca in Kalkpflanzen braucht nicht als unvermeidliche Wirkung äußerer Bedingungen betrachtet zu werden, sondern als physiologische Notwendigkeit. Es ist anzunehmen, daß auch das Mg in gewisser Beziehung das Ca ersetzt; *Sambucus*-Arten, welche reichlich auch auf Kalkböden wachsen und viel organische Säuren, auch Apfelsäure, enthalten, führen gar kein Ca im Saft, jedoch in bedeutender Menge Mg.

Die Speicherung der Apfelsäure ist für Kalkpflanzen sehr bezeichnend, gewöhnlich hat sie den Vorrang vor der Zitronensäure. Die letztere wird bei einigen Pflanzen bei Erkrankungen in besonders großen Mengen erzeugt, wie die Untersuchung der Chlorose gezeigt hat. Kalkpflanzen führen auch Zitronensäure im Saft, ohne dadurch zu erkranken; bei deren Überschuß beginnt jedoch das Vergilben auch bei diesen Arten. So betrug bei *Globularia cordifolia* die Konzentration dieser Säure im Juni 0,064 n und die der Apfelsäure 0,081 n; im August war bei normalen grünen Blättern die Menge der ersten auf 0,138 n, also um 116% und der zweiten auf 0,208 n, also um 157% gestiegen. In vergilbten Exemplaren steigerte sich die Zitronensäurekonzentration bis 0,205 n, also um 220%, während die Apfelsäure nur bis 0,138 n, also um 69% gestiegen war; somit hinter normalen Pflanzen bedeutend zurückblieb.

Pulsatilla führte auch schon im Juni verhältnismäßig viel dieser Säuren, besonders Apfelsäure, von welcher die äußeren Blätter 0,157 n enthielten. Im August war die Zitronensäure angestiegen, und ihre Menge war größer als die Apfelsäuremenge, 0,192 n gegen 0,176 n. Dabei zeigten die Blätter ein leichtes Gelbwerden. Noch mehr Zitronensäure fand sich jedoch bei *Vincetoxicum:* im Juni war die Durchschnittskonzentration der Zitronensäure = 0,094 n, und die der Apfelsäure 0,109 n; im August war die erste bis 0,284 n, also um 202%, die zweite bis 0,188 n, also um 73% gestiegen; bald darauf begann das Vergilben der Blättor.

Leontodon wies im Juni eine Durchschnittskonzentration der Zitronensäure von 0,032 n auf, Apfelsäure 0,053 n; im August waren beide stark gestiegen, die erste auf 0,112 n und die zweite auf 0,118 n. Ungefähr denselben Vorgang beobachten wir bei *Scorzonera*, nur war die Apfelsäure bedeutender gestiegen und hatte 0,245 n erreicht.

Besonders reich an organischen Säuren ist *Anthyllis vulneraria.* Schon im Juni, bald nach dem Treiben der jungen Blattrosetten, noch vor der Blütezeit, hatte die Pflanze eine Zitronensäurekonzentration von 0,253 n und eine Apfelsäurekonzentration von 0,642 n; im August war die Steigerung im Vergleich zu anderen Pflanzen nicht so bedeutend, die Zitronensäure war bis auf 0,323 n und die Apfelsäure bis 0,767 n gestiegen, also war die erste um 28%. die zweite um 19% angewachsen.

Wie aus den angeführten Ergebnissen ersichtlich ist, hat bei Kalkpflanzen die Apfelsäure den Vorrang, an zweiter Stelle steht in bedeutendem Abstand die Zitronensäure. Die weiteren von mir einzeln

nicht bestimmten Säuren treten weit zurück. Das wird uns klar, wenn wir die Summe der Konzentrationen der beiden genannten Säuren mit der Konzentration aller Säuren vergleichen.

3. Veränderungen in den Blättern beim herbstlichen Laubfall.

Die Veränderungen in den Blättern während des herbstlichen Blattfalls wurden im September und im Oktober in der Umgebung Prags auf verhältnismäßig kalkarmen Böden beobachtet, da mich die Veränderungen beim Vergilben der Blätter, abgesehen vom Einfluß des Kalks, interessierten. Für diese Bestimmungen wurden die Blätter, nachdem sie bei 100° im Trockenschrank getrocknet waren, zu Pulver zerrieben, worauf aus ihnen ein wässriger und ein salzsaurer Auszug hergestellt wurde. Im ersten wurden K, Mg, Ca und die organischen Säuren und im zweiten das gesamte Ca bestimmt.

A. Der Salzgehalt.

Für alle Pflanzen ist das Abnehmen des K bezeichnend, was auf seinen Übergang in andere Pflanzenteile hinweist. Es wurde auf die Trockengewichtseinheit berechnet. Obgleich beim Vergilben der Blätter die organischen Substanzen aus ihnen verschwinden und die trockene Masse infolgedessen geringer wird, nimmt die K-Menge doch ab. *Fraxinus excelsior* wurde am 21. September 1941 in der Umgebung Badens bei Wien und am 5. Oktober in der Umgebung Prags untersucht (Tab. 9) Beim ersten Versuch hatte das K um 9% abgenommen und beim zweiten um 27%. Bei der ersten Bestimmung hatte das Vergilben der Blätter eben begonnen, und bei der zweiten fielen sie schon herab, weshalb ihre Entleerung eine vollkommenere war. Für *Sambucus nigra* wurden gleichzeitig drei Sorten Blätter genommen — grüne, vergilbende und schon völlig gelbe, im Fallen begriffene. Die K-Menge nahm mit dem Vergilben ab und erreichte 34%.

Lappa tomentosa und *Heracleum sphondylium* beschließen ihren Entwicklungscyclus ziemlich rasch und können die ganze Saison hindurch vegetieren, weshalb man im Spätherbst neben absterbenden gelben Exemplaren auch ganz junge, mit frisch sich entfaltenden Blättern, finden kann. An beiden Pflanzen wurden Blätter von ganz jungen bis zu alten vergilbten untersucht. Wie in den jungen Pflanzen, so nimmt auch in den ihre Vegetation abschließenden das K beim Vergilben merklich ab, besonders bei Pflanzen mit jungen Blättern, in welche das K vermutlich übergeht. Hier war seine Menge um 62% abgesunken, in

Tabelle 9.

Salzgehalt in Herbstblättern in mg auf 1 g des Trockengewichts.

Datum	Blätter	Calcium im Niederschlag	Calcium in Lösung	Magnesium	Kalium
	Fraxinus excelsior				
21. IX.	grüne Blätter	4,0	37,6	9,6	5,7
	gelbe Blätter	—	31,0	5,9	5,2
5. X.	grüne Blätter	5,3	29,1	5,8	6,6
	gelbe Blätter	8,6	26,0	5,5	4,8
	Sambucus nigra				
5. X.	grüne Blätter	—	2,6	4,7	43,4
	gelbgrüne Blätter	—	4,8	—	30,6
	gelbe Blätter	—	3,8	8,4	28,5
	Lappa tomentosa				
12. IX.	grüne junge Blätter	4,1	7,4	3,6	42,8
	grüne mittlere Blätter	5,4	15,3	3,8	41,2
	gelbgrüne untere Blätter	8,6	19,0	4,8	16,2
	grüne mittlere Blätter	3,8	13,0	3,3	34,7
	gelbe untere Blätter	5,6	16,3	1,8	27,8
	Heracleum sphondylium				
7. IX.	grüne junge Blätter	6,4	1,0	0	38,3
	grüne obere Blätter	12,1	8,3	0,8	33,6
	grüne untere Blätter	11,0	20,4	4,4	20,5
	gelbe obere Blätter	12,1	8,3	0	33,6
	gelbe untere Blätter	11,6	28,6	0,3	21,7
	Philadelphus coronarius				
15. X.	grüne Blätter	—	14,4	4,9	39,8
	gelbe Blätter	—	11,5	5,3	19,2
	Malus domestica				
15. X.	grüne Blätter	1,6	7,3	3,6	16,5
	gelbe Blätter	0,9	9,0	3,4	11,8
	Pirus communis				
15. X.	grüne Blätter	1,7	11,5	4,2	9,2
	gelbe Blätter	0	13,6	5,3	5,0

älteren Exemplaren nur um 20%. Die jungen Pflanzen des *Heracleum sphondylium* besaßen nur grüne Blätter, sie wiesen einen bedeutenden Unterschied im K-Gehalt auf zwischen oberen und unteren Blättern die ersten führten davon um 46% mehr. An Exemplaren, die ihre Blütezeit vollendet hatten und nur gelbe Blätter trugen, hatten die unteren um 35% weniger K.

Die grünen, vollkommen entwickelten Blätter von *Philadelphus coronarius* enthielten 39,8 mg K, während die gelben, abfallenden davon

19,2 mg hatten, also um 50% weniger. Bei *Malus domestica* war der Unterschied 29% und bei *Pirus communis* 27%.

Aus den gewonnenen Ergebnissen ist ersichtlich, daß vor dem Blattfall das K aus den Blättern abwandert; doch gelingt dieses nur einem kleinen Teil. Eine gewisse Menge bleibt in den Blättern und wird mit ihnen abgeworfen. Gewöhnlich entgeht der Pflanze so ein Drittel oder die Hälfte der in den grünen Blättern enthaltenen K-Menge.

Zum Vergleich mit gelben Blättern untersuchte ich gleichzeitig grüne Blätter. Man durfte annehmen, daß diese letzteren, obwohl sie noch grün gefärbt waren, sich doch schon zum Abfallen anschickten und ein Teil ihrer Substanz schon abgewandert war. Außer diesen Analysen untersuchte ich jedoch im Laufe des Sommers Proben normaler grüner Blätter derselben Pflanzen; ihr K-Gehalt war ungefähr ebenso hoch, wie in den grünen Blättern im September und Oktober, woraus wir schließen dürfen, daß die Abwanderung kurz vor dem Blattfall vor sich geht und mit der Vergilbung zusammenhängt.

Das Schicksal des Mg ist viel schwankender als das des K. Beim Gelbwerden und Abfallen der Blätter kann seine Menge abnehmen, wie wir das bei *Fraxinus exelsior*, *Robinia pseudacacia*, *Lappa tomentosa* und *Malus domestica* sehen. Diese Abnahme ist jedoch sehr gering und mit K nicht zu vergleichen. Bei einigen Pflanzen nimmt die Mg-Menge zu, doch wieder in sehr geringem Maße. Richtiger wäre die Annahme, daß der Mg-Gehalt beim Blattfall keiner Veränderung unterliegt. Mg strömt weder ab noch zu. Die beobachteten Schwankungen werden hauptsächlich durch Veränderungen im Trockengewicht bedingt, und diese hängen mit dem Schwinden organischer Verbindungen zusammen.

Bei einigen Pflanzen wurde das lösliche wie auch das unlösliche Ca bestimmt, bei anderen nur das lösliche. Der Ca-Gehalt weist nur dann Veränderungen auf, wenn Blätter verschiedenen Alters vorhanden sind, von ganz jungen bis zu alten, wie es z. B. der Fall war bei *Heracleum sphondylium* und bei *Lappa tomentosa*. Wenn dagegen zum Versuch nur fertig entwickelte Blätter genommen wurden, so blieb die Gesamtmenge ungefähr die gleiche, wie wir an *Fraxinus excelsior*, *Pirus communis* und *Malus domestica* gesehen haben. Beim Vergilben geht ein Teil des Ca in Lösung oder in den Niederschlag. Alle diese Veränderungen sind jedoch sehr unbedeutend und können nach der einen oder der anderen Seite schwanken. Deshalb ist die Schlußfolgerung richtiger, daß das Ca nicht in das Innere der Pflanze verschoben, sondern mit dem Blatt abgeworfen wird.

B. Organische Säuren.

Die organischen Säuren werden, wie schon erwähnt, durch Ca-Chlorid in einer Alkohollösung gefällt. Tabelle 10 zeigt in mg die mit den org. Säuren gefällte Ca-Menge auf 1 g Trockengewicht. Im allgemeinen sehen wir bei den organischen Säuren dasselbe Bild, wie bei Ca. Wenn die Blätter an der wachsenden Pflanze sehr verschieden im Alter sind, wie z. B. bei *Lappa* und *Heracleum*, so ist die Menge der org. Säuren umso größer, je älter die Blätter sind; dasselbe sahen wir schon oben; dann tritt eine Stabilisation ein, und es erfolgt keine Veränderung bis zum Abfallen der Blätter. Einen Sonderfall bilden Esche und Holunder, bei ersterer beobachtete ich eine Abnahme der Apfelsäure und beim zweiten eine Steigerung der Zitronensäure in gelben Blättern.

Tabelle 10.

Der Gehalt der organischen Säuren in Herbstblättern, mg auf 1 g des Trockengewichts.

Datum	Blätter	Alle Säuren, Ca-Gewicht	Apfelsäure	Zitronensäure
	Fraxinus excelsior			
5. X.	grüne Blätter	14,0	39	1,6
	gelbe Blätter	12,2	26	1,0
	Sambucus nigra			
5. X.	grüne Blätter	12	27	0,7
	gelbgrüne Blätter	10	29	2,3
	gelbe Blätter	12	28	7,7
	Lappa tomentosa			
12. IX.	grüne junge Blätter	11,2	2	4,8
	grüne mittlere Blätter	16,1	18	4,7
	gelbgrüne untere Blätter	17,9	24	9,6
	grüne mittlere Blätter	16,5	7	1,9
	gelbe untere Blätter	16,5	8	4,7
	Heracleum sphondylium			
7. IX.	grüne junge Blätter	—	—	3,5
	grüne obere Blätter	16,0	25	5,2
	grüne untere Blätter	16,0	39	8,6
	gelbe obere Blätter	12,9	15	—
	gelbe untere Blätter	21,3	68	17,6
	Malus domestica			
	grüne Blätter	7,7	5	1,9
	gelbe Blätter	8,6	5	0,5
	Pirus communis			
15. X.	grüne Blätter	12,4	12	7,8
	gelbe Blätter	12,4	13	3,1

Man darf jedoch nicht erwarten, daß sich die Vorgänge bei allen Pflanzen gleichartig abspielen, da die verschiedenen Arten sich wesentlich voneinander im Säurebestand unterscheiden. Jedenfalls läßt sich feststellen, daß die Pflanzen keine Tendenz bekunden, die org. Säuren vor dem Herbstblätterfall in die Vorratsorgane überzuführen, wie es beim K der Fall ist, das die jungen Pflanzenteile so sehr benötigen, oder auch, wie wir weiter sehen werden, beim Stickstoff, den die Pflanzen sich mit großer Mühe verschaffen. Die org. Säuren stellen für die Pflanzen keinen allzu großen Wert dar, da sie gleich den Membranen aus leicht zu beschaffenden und weit in der Natur verbreiteten Stoffen entstehen.

C. Der Gesamtstickstoff.

Auf Grund des vorhandenen Schrifttums weist Czapek 1923, S. 291—295 darauf hin, daß in den abgefallenen Blättern noch eine bedeutende Menge Stickstoff vorhanden ist, weshalb es fraglich sei, ob vor dem herbstlichen Laubfall ein Abwandern von Stickstoffverbindungen aus den Blättern stattfinde.

Tabelle 11.

Stickstoffgehalt in Herbstblättern, mg auf 1 g des Trockengewichts.

Datum	Blätter	mg Stickstoff
	Sambucus nigra	
5. X.	grüne Blätter	44,0
	gelbgrüne Blätter	31.1
	gelbe Blätter	20,6
	Philadelphus coronarius	
15. X.	grüne Blätter	25,2
	gelbe Blätter	12,6
	Robinia pseudacacia	
5. X.	grüne Blätter	44,6
	gelbe Blätter	24,1
	Fraxinus excelsior	
5. X.	grüne Blätter	26,5
	gelbe Blätter	16,0
	Pirus communis	
15. X.	grüne Blätter	19,7
	gelbe Blätter	11,5
	Malus domestica	
15. X.	grüne Blätter	23,7
	gelbe Blätter	16,3

Ich habe den Gesamtstickstoff in grünen wie in vergilbten Blättern bestimmt und fand in allen Fällen eine auffallende Abnahme desselben in letzteren, wie Tabelle 11 zeigt, worin der Stickstoffgehalt in mg auf 1 g Trockengewicht angegeben ist. In den gelben Blättern aller Pflanzen war die Stickstoffmenge ohne Ausnahme geringer als in den grünen. So nahm diese bei *Sambucus* allmählich um 53 % ab, bei *Philadelphus* um 50 %, bei *Robinia* um 46 %, bei *Fraxinus* um 40 %, bei *Pirus* um 37 % und bei *Malus* um 31 %. Sicher blieb ein gewisses Quantum Stickstoff in den Blättern, jedoch hat sich sein Abströmen in die Vorratsorgane deutlich gezeigt.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Zu Beginn des Sommers führen im Wachstum begriffene Pflanzen, die Blätter verschiedenen Alters tragen, um so mehr Salze im Saft der Blätter, je älter diese sind. Das K strömt besonders in die jungen Pflanzenteile, wo seine Konzentration verhältnismäßig groß ist, Mg und Ca werden hauptsächlich in älteren Blättern gespeichert.

Im Sommer und im Herbst, wenn die Blätterneubildung aufhört, ist die Salzkonzentration mehr oder weniger gleichmäßig über alle Entwicklungsstufen der Blätter verteilt und in den oberen Blättern oft höher als in den unteren. Hier spielen auch äußere Einflüsse eine Rolle, nämlich Beschattung und Luftfeuchtigkeit. Während des Sommers steigt die Konzentration aller Salze, das K strömt hauptsächlich in die oberen Blätter, Ca und Mg werden allen Stadien gleichmäßig zugeteilt, ihre Menge kann oben oder unten etwas steigen, was aber mehr den äußeren Wachstumsbedingungen zuzuschreiben ist als inneren Gründen.

Auf die Trockengewichtseinheit bezogen, steigt die Menge der gelösten Salze mit dem Alter des Blattes viel langsamer als deren Konzentration im Safte; K zeigt die Tendenz abzunehmen.

Die organischen Säuren nehmen auch quantitativ mit der Jahreszeit zu. Die Pflanzen, welche in großen Mengen lösliches Ca und Mg führen, entwickeln vorzugsweise Apfel- und Zitronensäure, besonders die erstere. Die Gesamtsäurekonzentration steigt mit der Blätterentwicklung, späterhin kommt es allmählich zur Stabilisierung. Die Konzentrationen der organischen Säuren und der zweiwertigen Metalle verändern sich ungefähr in gleicher Weise und in derselben Richtung. Bei Pflanzen, die reich an Oxalsäure sind, entspricht die gesamte Säurekonzentration in den Blättern verschiedenen Alters ungefähr der Mg-Verteilung, während das Ca vollkommen im Niederschlag vorhanden ist und einen Teil der Oxalsäure mit sich zieht.

Für die typischen Kalkpflanzen ist eine Aufspeicherung des Ca während der Entwicklung des Blattes charakteristisch. Weiterhin strömt im Laufe des Sommers das lösliche Ca stark zu, seine Menge steigt nicht weniger als um 100%, oft um 200%, ja sogar um 300% Die Steigerung des Ca-Gehaltes geschieht zum Teil auf Kosten eines Zustromes aus dem Boden, andererseits aber auch als Folge der Lösung des Niederschlags, der während der Entwicklung des Blattes abgelagert wurde; so können 60—70% vom Ca des Niederschlags gelöst werden.

Ebenso vermehrt sich die im Zellsaft gelöste Mg-Menge um das Zwei- oder Dreifache. Die gesamte Ca- und Mg-Konzentration kann ungemein hoch steigen. Einen relativen Vorrang hat das K während der ersten Entwicklungsperiode. Seine Konzentration übertrifft anfangs die Gesamtkonzentration von Ca und Mg; allmählich nimmt sein Zustrom ab, um schließlich ganz auszubleiben; dann nehmen die zweiwertigen Metalle den ersten Platz ein. Auf das Trockengewicht berechnet, nimmt die K-Menge vom Juni bis zum August beträchtlich ab, seine Konzentration bleibt jedoch unverändert. Die gewonnenen Ergebnisse rechtfertigen keineswegs die Behauptung, das K werde während des Sommers aus älteren Organen in die jüngeren verschoben.

Die organischen Säuren machen bei Kalkpflanzen die gleichen Veränderungen durch wie das Ca und das Mg. Wenn eine Pflanze Blätter verschiedenen Alters trägt, führen die älteren mehr Säuren; mit der Entwicklung wird der Unterschied mehr und mehr ausgeglichen, schließlich sind an vollkommen erwachsenen Pflanzen die oberen Blätter reicher an Säuren. Vom Juni bis zum August steigt der Säuregehalt ungefähr in den gleichen Prozentverhältnissen wie das Ca und zum Teil auch das Mg. Apfelsäure steht an erster Stelle, Zitronensäure bleibt zurück; wenn die letztere zu dominieren beginnt, tritt ein vorzeitiges Gelbwerden der Blätter ein.

Beim herbstlichen Vergilben der Blätter verschwindet die Hälfte oder ein Drittel des K; 0,5—3% jedoch, nach dem Trockengewicht der Pflanze berechnet, werden mit den Blättern abgeworfen. Das Schicksal des Mg verläuft nicht so regelmäßig; bei einigen Pflanzen nimmt dieses gleichfalls ein wenig ab, bei anderen bleibt seine Menge unverändert oder nimmt sogar ein wenig zu. Diese geringen Schwankungen dürften wohl mit den Veränderungen des Trockengewichts des Blattes zusammenhängen, die ihrerseits durch die Abführung der organischen Substanzen vor dem herbstlichen Blattfall bedingt wären. Die Ca-Menge wird nicht geringer, das Ca geht mit den fallenden Blättern verloren.

Die Menge der organischen Säuren bleibt bei den meisten Pflanzen in den vergilbten Blättern unverändert, in seltenen Fällen nimmt die Apfelsäure ab oder wird die Zitronensäure angereichert.

Der organische Stickstoff wird zur Hauptsache vor dem Abfallen der Blätter aus diesen in die Reservestofforgane überführt. Diese Erscheinung wurde ausnahmslos bei allen Versuchspflanzen beobachtet. Eine vollständige Abwanderung findet gewöhnlich nicht statt, so daß ein Teil in den abfallenden Blättern verbleibt.

Literaturverzeichnis.

Arendt, P., Landwirtsch. Versuchsstation **1,** 50 (1860). — Czapek, F., Biophemie der Pflanzen, Bd. 2, 2. Aufl. Jena 1923. — Iljin, W. S., Quantitative microanalysis of salts and organic acids in plants. Abhandl. d. russ. Forschungsges. in Prag **9 (14),** Nr. 66, 48—94 (1939). — Ders., Boden und Pflanze. II. Physiologie und Biochemie der Kalk- und Kieselpflanzen, Ebenda **10 (15),** Nr. 73, 75—115 (1940). — Ders., Über den Anteil der organischen Säuren am Stoffwechsel der Pflanzen. Ebenda **11 (16),** Nr. 80, 39—69 (1941). — Ders., Die Kalkchlorose der Pflanzen und ihre Biochemie. Jahrb. f. wiss. Bot. **90,** 464—529 (1942). — Tucker, G. M. und Tollens, B., Ber. d. chem. Ges. **32,** 2575 (1869).

Weitere Literatur bei Iljin 1942.

Furchungsteilung, simultane Mehrfachteilung, Lokomotion, Plasmoptyse und Ökologie der Bangiacee *Porphyridium cruentum*.

Von **Lothar Geitler.**

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Wien.)

Mit 9 Abbildungen im Text.

Porphyridium cruentum ist eine einzellige, formlose Gallertlager bildende Bangiacee, die auf nicht zu stark austrocknender Erde am Grund von Mauern u. dgl. häufig anzutreffen ist und vielfach auffallende dunkelrote Flecken — daher der Name „Blutalge" — hervorruft. Sie ist morphologisch wie ökologisch in verschiedener Hinsicht von Interesse und wurde deshalb auch mehrfach untersucht. Nachdem schon Schmitz 1882 den Zellbau richtig geschildert hatte, also einen zentralen, sternförmigen Chromatophor mit zentralem Pyrenoid, einen seitenständigen Kern und Stärke im Plasma feststellte, gerieten seine Angaben wieder in Vergessenheit und wurden wiederholt durch Fehlbeobachtungen ersetzt; so hielt Stähelin 1916 *Porphyridium* für eine Cyanophycee, Lewis und Zirkle beschrieben die Pyrenoidteilung als Kernteilung u. a. m. Ich konnte dann 1923, 1924 und 1932, auch unter Berücksichtigung der neubeschriebenen Arten *P. aerugineum* und *sordidum*, die Irrtümer richtigstellen. Seither ist eine großangelegte und eingehende Untersuchung von Vischer (1935) erschienen, der im wesentlichen zu übereinstimmenden Ergebnissen gelangt; hier findet sich auch das gesamte Schrifttum zusammengestellt.

Wenn nunmehr nochmals auf das scheinbar so gut bekannte *Porphyridium cruentum* zurückgekommen wird, so deshalb, weil es in allgemein-cytologischer Hinsicht wichtige, aber noch nicht beachtete Eigentümlichkeiten zeigt. Auch sind manche Einzelheiten morphologischer und physiologischer Art nicht klargestellt; schließlich weicht meine Auffassung in einigen Punkten von der Vischers ab.

Den äußeren Anlaß zur erneuten Untersuchung bot das Vorhandensein besonders üppig entwickelter Lager in einer Nische der römischen Ruine im Schönbrunner Schloßpark in Wien. Die Lager befinden sich unmittelbar über dem Erdboden auf Ziegelsteinen im

tiefen Schatten und werden von Regen nicht oder nur ausnahmsweise getroffen. Sie zeichnen sich vor den meisten Lagern anderer Vorkommnisse makroskopisch durch ihre bedeutende Dicke aus. Im mikroskopischen Bild fällt auf, daß die Zellen nicht immer einzeln oder — nach der Teilung — paarweise, sondern manchmal zu vieren oder auch in mehrzelligen dreidimensionalen Gruppen liegen, wobei der Eindruck

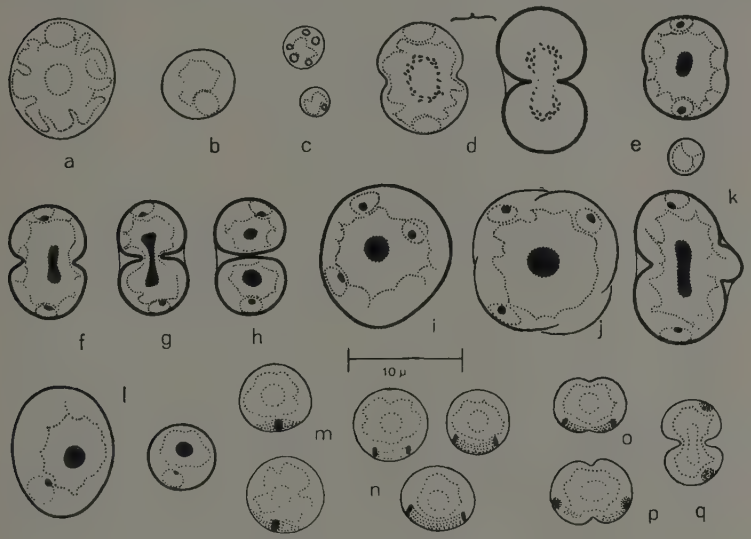

Abb. 1. a—l *Porphyridium cruentum.* a, b große und kleine einkernige Zelle; c kernlose Kleinzellen (mit Öltropfen) im Leben; d links Teilungsstadium im Leben, rechts einige Minuten später nach Toluidinblau-Zucker-Zusatz mit gefärbter Membran; um das Pyrenoid Karotinkörnchen; e frühes Teilungsstadium, darunter eine kern- und pyrenoidlose Kleinzelle; f—h spätere Teilungsstadien; i, j vierkernige Zellen; k zweikernige Zellen mit Knospe; l verschieden große einkernige Zellen mit verschieden großem Kern (e—l Alkohol-Eisessig, Eisenhämatoxylin. m—q *P. aerugineum*, Mitosen aus einer Agarkultur, Alkohol-Eisessig, Eisenhämatoxylin, Säure-Alkohol-Differenzierung; m Metaphasen; n Anaphasen; o frühe, p späte Telophase; p Ruhekerne.

der Bildung aus Autosporen entsteht (Abb. 2a, b); außer Kufferath haben alle Autoren bisher nur Zweiteilung beobachtet. Solche Zellgruppen liegen meist getrennt durch mächtige Gallerte in größeren Abständen, während in Lagern üblicher Ausbildung die Zellen sehr dicht gelagert sind und sich oft polygonal abplatten. Schließlich sind in den Schönbrunner Lagern nicht selten winzig kleine Zellen eingestreut; gegenüber dem Normaldurchmesser von 6—10 µ beträgt ihr

Durchmesser nur 3 μ oder selbst 2,5 μ (Abb. 1c). Wie die nähere Untersuchung lehrt, besitzen diese „Zellen" keinen Kern und werden als Knospen abgeschnürt (Abb. 1k, 2c, e; vgl. Abschnitt 4).

Eine weitere Eigentümlichkeit der Schönbrunner Lager besteht darin, daß, zu verschiedensten Jahreszeiten untersucht, die Zellen bei Übertragung in Leitungswasser größtenteils aufplatzen und „Plasmoptyse" zeigen. Dieses Verhalten konnte ich an anderen Standorten nie so auffallend beobachten. Der Protoplast tritt aus, und zwar einseitig an der dünnsten Stelle der Membran (vgl. Abschn. 1). Das Platzen beginnt meist nach wenigen Sekunden; einzelne Zellen platzen erst nach Minuten. Im Wasser zersetzt sich der Protoplast fast augenblicklich unter Abgabe von Phykoërythrin und Grünfärbung des Chromatophors. Die wenigen nicht platzenden Zellen blähen sich meist auf, wobei außerhalb des Chromatophors randständige Vakuolen auftreten. Ein naturgetreues Bild der Zellen erhält man nur bei Untersuchung im natürlichen Schleim ohne Wasserzusatz oder in 10—15%iger Zuckerlösung.

Dies bedeutet, daß der Protoplast sehr wasserarm ist und einen hohen osmotischen Wert besitzt; die *Porphyridium*-Zellen verhalten sich ganz ähnlich wie viele Pollenkörner. In Lagern anderer Standorte ist die Erscheinung in der Regel weniger auffallend, d. h. die Zellen blähen sich in Wasser zwar auf und bilden Randvakuolen, platzen aber nur selten; jedenfalls wirkt auch für sie Wasser oft hypotonisch. Aus diesen unerwarteten Verhältnissen erklärt sich einerseits das häufige Vorkommen der Alge an regengeschützten Stellen (vgl. Abschn. 6), andererseits die geradezu typischen Mißerfolge, mit welchen Kufferath und Vischer bei der Kultivierung zu kämpfen hatten, und die auch mir bei einigen Kulturversuchen auf Benecke- und Knop-Agar entgegentraten.

1. Zellmorphologie und Protoplasmatik.

Wenn die Gestalt des Chromatophors, wie dies allgemein geschieht, als „sternförmig" bezeichnet wird, so gilt dies nur ungefähr. Wie im Fall der Chromatophoren anderer Bangiaceen, aber auch von *Cystococcus* und sonstigen Grünalgen, handelt es sich um einen massiven Körper, dem flache Lappen aufgesetzt sind. Ich habe schon früher versucht (1924), ein naturgetreues Bild bei verschieden hoher Einstellung im Mikroskop zu geben; hier sei auf Abb. 1a verwiesen. In Wirklichkeit ist die Gestalt in den drei Raumrichtungen zu kompliziert, um sie in der Ebene völlig anschaulich wiederzugeben. Die Lappen

sehen schmal oder breit aus, je nachdem sie dem Beschauer die Fläche oder Kante zukehren. Jedenfalls lehrt die aufmerksame Beobachtung, daß eine solche Gestalt wie überall, so auch bei *Porphyridium*, nur autonom sein kann. Eine gewisse Metabolie ist ernährungsphysiologisch bedingt: in großen, nicht teilungsfähigen „Ruhezellen" werden die Lappen magerer oder ± stark eingezogen, gleichzeitig bildet sich reichlich Stärke, die schließlich den ganzen Raum zwischen Chromatophor und Zellwand ausfüllt (vgl. die früher gegebenen Bilder[1]).

Die geschilderte Chromatophorengestalt ist klar zu erkennen, wenn die Untersuchung im natürlichen Schleim erfolgt. Bei Zusatz von Wasser tritt, sofern die Zellen nicht platzen, Bildung von Randvakuolen ein, welche den Chromatophor entsprechend eindellen. Nach längerer Zeit wird der Zellinhalt desorganisiert und der Chromatophor kugelt sich ab. Die Kugelform ist ein Degenerationssymptom. Ohne diesen Zusammenhängen Rechnung zu tragen, kommt Vischer zu der Meinung, daß der Chromatophor eigentlich Kugelform besitzt und bloß durch randständige Vakuolen seine Sternform aufgezwungen erhält. Viele der Abbildungen Vischers zeigen tatsächlich kranke Zellen. In Wirklichkeit ist die massiv-gelappte Chromatophorengestalt ebenso autonom wie in den analogen Fällen von *Cystococcus*, *Prasiola*, *Zygnema* oder bei anderen Bangiaceen.

Bei Betrachtung der Zellen im natürlichen Schleim fällt weiterhin gegenüber dem Aussehen in Wasser sofort die hohe Lichtbrechung des außerhalb vom Chromatophor befindlichen Plasmas auf; der Chromatophor hebt sich weniger durch seine höhere Lichtbrechung als durch seine lebhaft karminrote Färbung vom Plasma ab. Im ganzen zeigt die Zelle ein gewisses fast „glasiges" Aussehen, das sich verstärkt, wenn man die Zellen in Glyzerin höherer Konzentration entwässert, aber verringert, wenn man sie in niedrigprozentige Zuckerlösung bringt. Die Chromatophorenform kann in Zellen vollends undeutlich werden, die peripher viel Stärke, Fetttropfen und jene mehrfach beschriebenen, wohl aus Schleim bestehenden „Granula" enthalten, zumal dann auch die Färbung zurückgehen kann und der Chromatophor unter Einziehung seiner Lappen „reduziert" wird.

Zu dem optischen Eindruck der Wasserarmut des Plasmas stimmt die oben mitgeteilte Tatsache des Aufplatzens der Zellen in Wasser. Es handelt sich dabei um eine Art von Plasmoptyse in stark hypotonischem Medium (von echter Plasmoptyse wäre dann zu sprechen,

1) Wie bei allen Rhodophyten entsteht die Stärke nicht i m Chromatophor, sondern an seiner Oberfläche.

wenn Zellsaftvakuolen vorhanden wären, was nach dem oben Gesagten normalerweise nicht der Fall ist). In einem bestimmten Fall erfolgte noch in 5%iger Rohrzuckerlösung Aufplatzen einzelner Zellen, in 10%iger Lösung dehnten sich noch viele Zellen aus. Erst höhere Konzentrationen ließen alle Zellen intakt. Die Zellwand ist dabei stark gespannt; nach dem Aufplatzen im hypotonischen Medium ist sie wesentlich dicker, der Durchmesser der entleerten „Zelle" ist um etwa ein Drittel gesunken. Nach dem Gesagten kann man wohl, obgleich Zellsaftvakuolen fehlen, von einem hohen osmotischen Druck oder Quellungsdruck der Zellen sprechen.

Die eigenartigen Verhältnisse von *Porphyridium* würden wohl eine modern ausgerichtete protoplasmatische Untersuchung lohnen[1]). Hier sei nur festgehalten, daß die aus dem Freiland entnommenen Zellen oft einen hohen osmotischen Druck besitzen und daß plötzliche Befeuchtung katastrophale oder doch schädliche Folgen hat. Hieraus erklären sich, wie erwähnt, die typischen Mißerfolge oder doch das launische Verhalten bei Kultivierung (Kufferath, Vischer, eigene Versuche)[2]). Daß die Kultur in manchen Fällen dennoch gelingt, hängt damit zusammen, daß nicht an allen Standorten und nicht immer die gleichen physiologischen Verhältnisse herrschen, und daß in der Kultur offenbar eine Angleichung gewisser überlebender Zellen erfolgt.

Die Farbe des Chromatophors ist gewöhnlich das bekannte leuchtende Karminrot. Wie neuerdings Vischer gezeigt hat, ist außer Chlorophyll Phykoërythrin, Karotin und Xanthophyll vorhanden. In manchen alten Lagerteilen der Schönbrunner Pflanzen war aus absterbenden Zellen das Phykoërythrin in die Gallerte ausgetreten und hier auskristallisiert: stellenweise fanden sich dichte Bündel der intensiv roten hexagonalen Nadeln (vgl. Molisch); zum Teil waren auch kleine Nadeln in abgestorbenen Zellen vorhanden. Die Kristalle gaben

1) Wie bekannt, zeigen die Rotalgenprotoplasten überhaupt manche Besonderheiten (Höfler, Biebl). Für *Porphyridium* sei noch erwähnt, daß in Glyzerin starke Kontraktion unter Abhebung von der Wand erfolgt, die aber innerhalb weniger Minuten wieder völlig zurückgeht („Glyzerinsättigung"); bei der Kontraktion wird Öl durch die Membran gepreßt, das sich außen an der Membran ansammelt; bei Anwendung von Sudanglyzerin sind die ausgepreßten Tropfen viel weniger rot gefärbt als die in der Zelle zurückgebliebenen. — In 96%igem Alkohol kontrahiert sich das Plasma größtenteils um den Chromatophor, von wo aus eine große Zahl feinster Plasmafäden zu einer zurückgebliebenen Wandschicht führt.

2) Bei dem in stehenden Gewässern lebenden *Porphyridium aerugineum* bestehen in dieser Hinsicht keinerlei Schwierigkeiten (Geitler 1923, 1924).

bei Aufbewahrung der Lager in einer feuchten Kammer im Lauf einiger Tage ihre Farbstoffkomponente ab. Im übrigen beobachtete ich, wie auch VISCHER, daß das Phykoërythrin in den Chromatophoren selbst in Kanadabalsampräparaten erhalten bleiben kann, und dies sogar nach Alkohol-Eisessig-Fixierung.

Manche Lagerteile, und zwar meist solche mit besonders mächtiger Entwicklung der Gallerte, enthalten Zellen, die schon bei Betrachtung mit schwacher Vergrößerung ein mehr gelbstichiges Rot aufweisen Die Erscheinung beruht darauf, daß in diesen Zellen Karotin in Form kleinster Tröpfchen oder Kriställchen um das Pyrenoid herum ausgefallen ist (Abb. 1 d, 6). Häufig handelt es sich um Ruhezellen von gesteigerter Größe, mit mehreren Kernen und viel Stärke. Doch sind die karotinreichen Zellen keineswegs teilungsunfähig (Abb. 1 d, 6); die Lebendbeobachtung zeigt, daß die Teilung genau so und ebenso schnell wie in anderen Zellen abläuft. — Die Erscheinung der Karotinanreicherung ist unter Algen weit verbreitet. Sie beruht wohl im allgemeinen auf einer Hemmung des mineralischen Stoffwechsels (vgl. GEITLER 1930, 1937). Auch marine Florideen *(Laurencia)* verfärben ihre Chromatophoren manchmal nach orangegelb (GEITLER 1930). Die Anreicherung um das Pyrenoid steht ebenfalls nicht ohne Analogie da: besonders auffallend, da der Chromatophor hier lebhaft blaugrün gefärbt ist, findet sie sich bei der Bangiacee *Chroothece mobilis* (PASCHER und PETROVA)[1]).

Der Zellkern liegt peripher und der Zellwand an. Bei Beobachtung intakter Zellen ist er bei günstiger Lage der Zelle schon im Leben daran erkennbar, daß der Chromatophor an dieser Stelle eine Ausnehmung besitzt. Im Vergleich zu ihm wie zum Plasma erscheint er schwächer lichtbrechend. Die Behandlung mit Essigkarmin zeigt, daß er „chromatinarm" oder anukleal ist. In Präparaten, die nach Sublimat-Alkohol oder Alkohol-Eisessig-Fixierung mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, färbt sich dementsprechend nur der Nukleolus (eine klumpige Gesamtfärbung des — geschrumpften — Kerns erhält man nur nach schlechter Fixierung). Der Nukleolus liegt exzentrisch und immer zelleinwärts (Abb. 1 e—k); frühere Abbildungen, auch meine eigenen, sind in dieser Hinsicht ungenau. Konstant exzentrisch gelagerte Nukleolen gibt es auch sonst, so z. B. bei Dinoflagellaten; die Bedeutung der Erscheinung ist unbekannt, und auch die Annahme

1) Die bisher nur aus dem Sudetenland bekannte Alge fand ich auch im Salzlackengebiet des Neusiedler Sees (Burgenland); eine sehr ähnliche Form mit der gleichen Karotinhülle um das Pyrenoid im Quellmoor von Moosbrunn östl. von Wien.

eines Zusammenhangs mit einem SAT-Chromosom klärt eine derartige Lagekonstanz nicht auf.

Größere Zellen sind 2-, 4- oder mehrkernig. Vischer beobachtete Riesenzellen mit sehr vielen Kernen in Kultur. Bis 8-kernige Zellen fanden sich auch in alten Lagerteilen des Schönbrunner Standortes. In Lagern gewöhnlicher Ausbildung findet man meist nur 2-kernige Zellen (vgl. meine früheren Abbildungen). Allgemein stellen mehr als 2-kernige Zellen eine Ausnahme dar.

Das Auftreten der Mehrkernigkeit steht im Zusammenhang damit, daß bei *Porphyridium cruentum* Kern- und Zellteilung nur sehr lose gekoppelt sind. Auch die gewöhnliche Zweiteilung verläuft nicht gleichzeitig mit oder unmittelbar nach der Mitose, sondern viel später. Mitosen findet man nur in den frühen Morgenstunden. Zellteilungen laufen dagegen zu allen Tageszeiten ab. Die Zellteilung spielt sich also an mindestens 2-kernigen Zellen ab; die Tochterkerne befinden sich zur Zeit der Zellteilung schon im Ruhezustand.

Dies gilt wenigstens unter den von mir beobachteten Verhältnissen in Freilandlagern. Das sehr ähnliche *Porphyridium aerugineum*, das sich von *cruentum* nur durch die blaugrüne Chromatophorenfärbung, die etwas geringere Zellgröße und die Lebensweise in reinem Wasser unterscheidet, verhält sich anders. Da mir von dieser Art Präparate von Agarkulturen mit reichlichen Mitosen zur Verfügung standen und Angaben über die Kernteilung von *Porphyridium* überhaupt nicht vorhanden sind, sei auf diesen Gegenstand anhand von Abb. 1 m—q kurz eingegangen. — Wie der Ruhekern so liegt auch die Spindelfigur exzentrisch. Infolge ihrer wandständigen Lage und der Unverschiebbarkeit des raumfüllenden Chromatophors ist die Spindel in der Metaphase und noch mehr in der Anaphase gebogen; hiezu trägt eine postmetaphasische Längsstreckung wesentlich bei[1]). In der frühen Telophase beginnt die Plasmafurchung, die beendet wird, bevor die Tochterkerne den größtmöglichen Abstand voneinander erreicht haben. *Porphyridium cruentum* verhält sich in den beobachteten Fällen hierin anders (vgl. Abschn. 2 und Abb. 1 d—h); wahrscheinlich kann es aber

1) Es scheint also eine Stemmkörperwirkung im Sinne Belars vorhanden zu sein (gebogene Spindeln gibt es z. B. auch in den Pollenmutterzellen von *Nymphaea*). Mechanisch bemerkenswert ist auch die Tatsache, daß die anaphasischen Tochterplatten nicht genau senkrecht auf die relativen Spindelenden stehen (daher auch nicht radial in bezug auf die kugelige Zelle liegen); ihr in der Zelle außen liegender Abschnitt scheint an der Zellwand „gebremst" zu werden, so daß sie nach innen divergieren oder schwächer konvergieren, als bei freier Beweglichkeit zu erwarten wäre.

unter günstigen Umständen die Zellteilung auch im unmittelbaren Anschluß an die Mitose durchführen. — In chromosomaler Hinsicht zeigt sich nichts Bemerkenswertes. Infolge der geringen Größe erscheinen die Chromosomen in den mittleren Stadien stark verklumpt.

Die Zellwand ist eine mäßig dicke, relativ feste, aber doch offenbar gallertige Haut, in der sich Pektin nachweisen läßt (vgl. auch VISCHER und die dort angegebene Literatur). Sie ist, wie erwähnt, im normalen Lebenszustand der Zelle gespannt, also elastisch. Nach außen zu erscheint sie gegen die homogene Gallerte, in der die Zellen

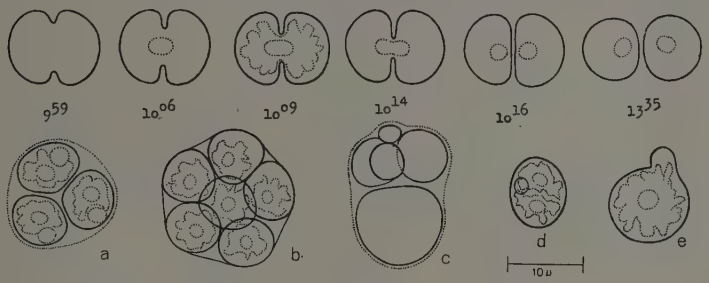

Abb. 2. *Porphyridium cruentum.* Obere Reihe: Zweiteilung, im Leben verfolgt die umgrenzende Linie bedeutet die Protoplastenoberfläche, die Zellwand ist nicht dargestellt; in einer Figur ist der gesamte Chromatophor, in anderen nur das Pyrenoid eingezeichnet. a, b vier- und achtzellige Gruppe; c fünfzellige Gruppe mit Kleinzelle; d abnorme Zelle mit zwei Chromatophoren (links der Kern); e Knospenbildung, die wieder rückgängig gemacht wurde.

eingebettet liegen, scharf abgegrenzt. Dennoch entsteht die Gallerte offensichtlich durch Verschleimung der äußeren Hautschichten und wird nicht durch Poren abgeschieden. Im Gegensatz zu der Bangiacee *Chroothece mobilis* lassen sich Poren auf keine Art nachweisen. Um eben entstandene Tochterzellen ist oft eine sehr dünne, aber scharf abgegrenzte gemeinsame Haut erkennbar, die manchmal nur einseitig erhalten ist (Abb. 1 d, g, h); auch bei Mehrfachteilung können die jungen Tochterzellen eine Zeitlang in einer gedehnten Mutterhautschicht eingeschlossen bleiben (Abb. 2 a—c). Doch erfolgt bald Verschleimung, so daß ältere, voneinander deutlich isolierte Tochterzellen immer freiliegen; erst recht kommen Ineinanderschachtelungen mehrerer Zellgenerationen niemals vor.

In vielen Lagern oder Lagerteilen ist die Membran ungleich dick; sie nimmt von einem Zellpol zum anderen gleichmäßig und allmählich an Dicke zu. An der dicksten Stelle geht sie ohne Abgrenzung in einen Gallertstiel über (Abb. 3). Solche Stiele haben LEWIS und ZIRKLE,

allerdings nicht erschöpfend, beschrieben. Die Stiele heben sich von der Lagergallerte oft schon im Leben durch ihre stärkere Lichtbrechung ab. Sonst lassen sie sich, wie die Membran selbst und gleichartig wie diese, mit Methylenblau oder noch besser mit Toluidinblau intensiv färben (Abb. 3, 9). Im übrigen wechselt die Ausbildung der Stiele stark: oft sind sie an ihrem Ursprung fast gleich breit wie die Zelle; sie sind dann gegenüber der Lagergallerte unscharf abgegrenzt und im Inneren dichter: man erkennt, wie sich die Substanz nach außen allmählich durch Verquellung in die Lagergallerte, die sich nicht färbt,

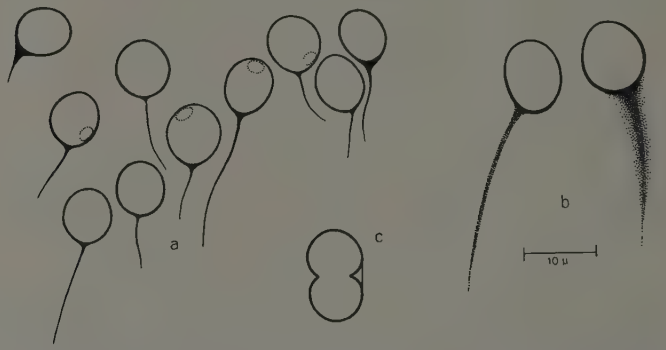

Abb. 3. *Porphyridium cruentum.* a, b Ausschnitte aus Lagerteilen mit verschiedener Ausbildung der Gallertstiele; Lichteinfall im Bild von oben; c asymmetrisches Teilungsstadium. Alle gefärbt mit Toluidinblau-Zuckerlösung.

umwandelt; in anderen Fällen ist nur ihr mittlerer Teil unverquollen, so daß ein feiner, fadenförmiger Stiel sichtbar ist; die Länge erreicht höchstens das Vierfache des Zelldurchmessers. Breitere Stiele mit Querzonation bilden sich in Agarkulturen (vgl. Vischer, Abb. 1). Auch Schmitz (1896) schildert einseitig abgeschiedene breite „Gallertstränge".

In Lagern, die am Fenster aufgestellt wurden, sind die Stiele im großen ganzen vom Licht abgekehrt, also untereinander annähernd parallel; eine Beziehung zwischen Stielansatz und Lage des Zellkerns besteht dabei nicht (Abb. 3a). Die polare Verschiedenheit der Zelle, die sich in der einseitigen Gallertabscheidung ausdrückt, ist offenbar nicht autonom, sondern wird von außen, z. B. durch den Lichteinfall, induziert. Die Stiele setzen auch manchmal unsymmetrisch an den Zellen an (Abb. 3b links). Die Gesamterscheinung steht in enger Beziehung zu der Kriechbewegung, deren die Zellen unter bestimmten Umständen fähig sind (vgl. Abschn. 5). — In Teilung be-

findliche Zellen besitzen niemals Gallertstiele, ihre Membran ist allseitig gleich dick, sie kriechen nicht. Das gleiche gilt für alte, „inaktive" Lagerteile oder solche, die stark ausgetrocknet sind.

2. Zweiteilung.

Die gewöhnliche und an den meisten Standorten die ausschließliche Vermehrungsart ist die Zweiteilung. Wie erwähnt, erfolgt sie zeitlich getrennt von der Mitose und spielt sich nur an unbeweglichen, daher auch nicht polar Gallerte ausscheidenden Zellen ab. Die Verfolgung des Teilungsablaufs gelingt leicht, wenn man frisch aus dem Freiland entnommene Lagerstücke wie ein Hängetropfenpräparat — also auf einem Deckglas, das auf einem hohlgeschliffenen Objektträger mittels Vaseline befestigt ist — montiert. Das Lagerstück darf nicht zu klein sein, damit nicht Austrocknung eintritt. Zusatz von Wasser muß aus den früher erörterten Gründen unterbleiben. In solchen Präparaten erfolgt während der ersten 24 bis 48 Stunden ausgiebige Kriechbewegung der meisten Zellen (vgl. Abschn. 5). Einzelne Zellen, welche die Kriechbewegung nicht aufgenommen haben, oder auch zur Ruhe gekommene, teilen sich, und zwar zu allen Tageszeiten.

Die Teilung besteht in einer Durchfurchung (oder Durchschnürung) der Zelle unter Beteiligung der Membran (Abb. 1d—h, 2). Vom Sichtbarwerden der Einfurchung bis zur völligen Trennung der Tochterzellen vergeht etwa $^1/_2$ Stunde. Je tiefer die Furche sich einsenkt, desto schneller dringt sie vor; die letzten Stadien vor der Durchtrennung der Mutterzelle verlaufen so schnell, daß die Bewegung unmittelbar sichtbar wird und sich der Ablauf mit dem Zeichenapparat nicht mehr festhalten läßt[1]). Die Steigerung der Ablaufsgeschwindigkeit ist aus physikalischen Gründen gut verständlich.

Schon vor Beginn der Teilung sind die immer zweikernigen Zellen senkrecht zur Durchtrennungszone gestreckt. An den beiden Zellpolen, also im weitesten Abstand, liegen die beiden Tochterkerne. Die Streckung steht nicht im unmittelbaren Zusammenhang mit der Zellteilung, sondern mit der Kernteilung, welche der Zellteilung lange vorangehen kann.

Das Verhalten der Zellwand ist bei Lebendbeobachtung infolge ihrer wenig bedeutenden Lichtbrechungsunterschiede nicht leicht verfolgbar. Was zunächst im mikroskopischen Bild auffällt, ist das Verhalten der Protoplasten, und nur dieses ist auf den Abb. 1d links, 2

1) Sämtliche Zeichnungen wurden mit dem Zeichenapparat entworfen. Die durch die Schnelligkeit des Ablaufs bedingte Ungenauigkeit wurde so gut wie möglich nachträglich auf Grund der Erfahrungen zahlreicher Beobachtungen korrigiert.

oben und 4—6 zur Darstellung gebracht; die Abbildungen stellen also in dieser Hinsicht eine Abstraktion dar. Weiter fällt die beträchtliche Breite der sich einsenkenden Furche bzw. der Trennungszone auf (Abb. 2 oben). Schon hieraus ist ersichtlich, daß es sich nicht um eine rein plasmatische Trennungs- oder Entmischungszone oder Scheidewandanlage handeln kann[1]). Ohne weiters deutlich wird das Verhalten der Membran wenn man in Toluidinblau mit Zuckerzusatz (zwecks Vermeidung von Plasmoptyse) färbt: man erkennt dann, daß sich in die Furche gleichzeitig mit ihrem Vorrücken die Membran miteinsenkt (Abb. 1 d, 3 c). Noch besser, namentlich in den späteren Stadien, läßt sich das Membranwachstum in Eisenhämatoxylin-Kanadabalsam-Präparaten verfolgen, in denen die Membranen gelbbraun gefärbt erscheinen; infolge der Schrumpfung bei der Entwässerung liegen die Tochterzellhälften nicht wie im turgeszenten Zustand aneinandergepreßt, und die Querwand erscheint als deutliche Einfaltung der Längswand („Einfaltung" natürlich nicht im passiven Sinn verstanden!; Abb. 1 g); in wässeriger Lösung stellt sich die wachsende Wand dagegen als scheinbar einheitliche, optisch nicht weiter auflösbare Ringleiste dar (Abb. 1 d rechts).

Die Tatsache der Aneinanderpressung der Tochterzellen im turgeszenten Zustand legt die Annahme nahe, daß die entstehenden Tochterzellen von außen zusammengehalten werden, da andernfalls die Oberflächenspannung eine weitergehende Abkugelung und eine seichtere Furchenbildung nach sich ziehen würde. Tatsächlich läßt sich oft eine sehr zarte, aber anscheinend relativ feste und meist schon im Leben an ihrer Lichtbrechung erkennbare Außenhaut über die Furche ausgespannt erkennen (Abb. 1 g). Häufig ist sie nur einseitig entwickelt. d. h. wohl auf der anderen Seite verquollen (1 d rechts, h, 3 c); die Folge ist eine ± deutliche Asymmetrie bezüglich der Längsachse. Der Zusammenhalt der Tochterzellen ließe sich allerdings auch als autonomes Verhalten des Protoplasten bzw. der Verkittung innerhalb der jungen Membraneinfaltung verstehen.

Jedenfalls zeigt es sich, daß gleichzeitig mit der Protoplastenfurchung die Membran — abzüglich einer dünnen äußersten Schichte — miteinwächst oder sich miteinfurcht, oder anders ausgedrückt, daß sich die neugebildete Protoplastenoberfläche gleich behäutet. Vor der vordringenden Furche ist keine besondere, scheidewandartige Entmischungszone ausgebildet, in welche die Furche erst einschneiden würde; für

1) Auch Paschers und Petrovás Abb. 8a von *Chroothece mobilis* läßt das gleiche vermuten.

eine solche Zone ist, sofern ihr mikroskopische Dimensionen zuzuschreiben sind, auch kein Platz vorhanden, da unmittelbar unter der plasmatischen Oberfläche der Chromatophor liegt (vgl. auch unten). Ebensowenig ist in der Furche, d. h. hinter dem sich verengenden Membranring eine distinkte Querstruktur nach Art einer Mittellamelle vorhanden. Diese Tatsachen sind von Wichtigkeit für die Auffassung des Zellteilungstypus überhaupt (vgl. Abschn. 7).

Das Verhalten des plasmatischen Inhalts bei der Teilung ist dadurch charakterisiert, daß zu Beginn der Chromatophor wie auch sein Pyrenoid ungeteilt ist. Teilung des Chromatophors und des Pyrenoids erfolgt gleichzeitig und gleichzeitig mit der Zelldurchschnürung (Abb. 1 d—h, 2 oben, 4—6). In den mittleren Teilungsstadien reicht die Membranfalte bis nahe an das noch nicht durchgetrennte Pyrenoid heran, das also von ihr nur durch eine dünne Chromatophorenschichte getrennt ist (Abb. 1 d, g, 2 „10^{14}“, 5 „14^{33}“). So entsteht der Eindruck, als ob die Zellwand den Inhalt durchschnüren würde; es braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß in Wirklichkeit der Protoplast der aktive Teil ist, von dem aus auch die Membranbildung erfolgt.

Nach ihrer völligen Durchtrennung lösen sich die Tochterzellen allmählich voneinander und kugeln sich ab (Abb. 2 „13^{35}“). Dabei verschleimt vollends die zarte gemeinsame Mutterhülle. Die Tochterzellen sind oft nur ungefähr gleich groß (Abb. 1 d)[1]. Auf eine gewisse Längsasymmetrie wurde schon hingewiesen.

Als seltene Ausnahmen finden sich Zellen, die ihren Chromatophor geteilt haben, ohne daß Zellteilung erfolgt. Solche Zellen besitzen meist nur einen Kern (Abb. 2 d), haben also nicht einmal die Mitose durchgemacht; es handelt sich um eine Anomalie, die mit der typischen Zellteilung nichts zu tun hat.

3. Mehrfachteilung.

In älteren Teilen der Lager aus Schönbrunn kommen reichlich außergewöhnlich große Zellen vor; ihr Durchmesser beträgt bis zu 15 μ. Sie enthalten meist vier Kerne und teilen sich simultan in vier Tochterzellen auf[2]. Noch größere Zellen mit acht Kernen sind nur vereinzelt vorhanden; ihre Teilung konnte nicht verfolgt werden; doch machen es die Bilder 2 b, c wahrscheinlich, daß auch sie sich simultan in eine entsprechend große Zahl von Tochterzellen zerlegen.

1) Eine Steigerung des Verhaltens stellt die Knospenbildung dar; vgl. Abschnitt 3 und 4. — 2) In Lagern anderer Herkunft — z. B. aus Lunz — kommen solche Zellen nur selten vor oder fehlen ganz.

Die simultane Vierteilung spielt sich je nach den räumlichen Verhältnissen in der Ebene oder dreidimensional-tetraëdrisch ab. Das letztere Verhalten ist das normale, das sich einstellt, wenn keine Behinderung von außen besteht. Ersteres tritt ein in Zellen, die in Deckglaspräparaten am Rande der Zellansammlung isoliert liegen und sich dabei flachdrücken (wie in Abschnitt 5 erörtert werden wird, ist die Zellwand nicht starr, und die ganze Zelle ist formveränderlich). In flachen Zellen spielt sich die Teilung derart ab, daß die vier Tochterzellen in einer Ebene parallel zur Deckglasebene liegen.

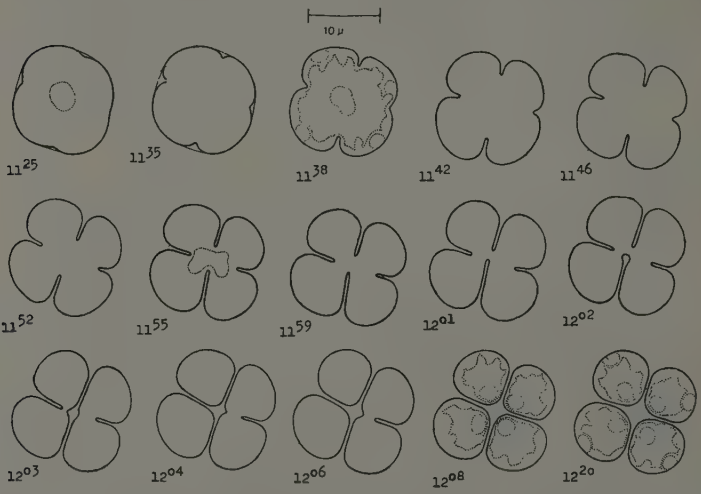

Abb. 4. *Porphyridium cruentum.* Simultane Vierteilung in der Ebene, im Leben verfolgt; die Membran ist nicht zur Darstellung gebracht; in einzelnen Figuren sind die Kerne und der Chromatophor mit Pyrenoid oder nur das Pyrenoid eingezeichnet.

Einen solchen im Leben verfolgten Teilungsablauf gibt Abb. 4 wieder. Der Vorgang ist ganz analog wie im Fall der gewöhnlichen Zweiteilung: die Mutterzelle enthält einen einzigen Chromatophor mit ungeteiltem Pyrenoid; beide teilen sich erst, wenn die Furchen, die in zwei senkrecht aufeinander stehenden Ebenen einschneiden, weitvorgerückt sind, und zwar gleichzeitig nach zwei Raumrichtungen (Abb. 4 „11^{38}, 11^{55}“). Auch das Eindringen der Furchen erfolgt fast gleichzeitig; die geringen zeitlichen Verschiebungen sind aus Abb. 4 „12^{01}“ bis „12^{06}“ ersichtlich. Die Schnelligkeit ist die gleiche wie im Fall der Zweiteilung. Wie dort ist auch eine dünne Mutterzellwandschichte manchmal gut sichtbar („11^{35}“).

Zellen, die in dickeren Schleimmassen liegen, also allseitig unbeeinflußt sind, teilen sich nach dem Prinzip der Tetraëderanordnung (Abb. 5). Die Verfolgung und zeichnerische Wiedergabe ist nicht so einfach wie im Fall der Vierteilung in der Ebene. Jedenfalls läßt sich klar beobachten, daß auch hier eine annähernd gleichzeitige Durchschnürung der Zelle, des Chromatophors und Pyrenoids in vier ungefähr gleichgroße Teile erfolgt.

Manchmal treten allerdings Unregelmäßigkeiten auf. Ein solcher Fall ist auf Abb. 6 dargestellt. Hier entstanden drei Tochterzellen von annähernd normaler Größe und eine abnorm kleine Zelle, die fast knospenartig abgeschnürt wurde („9^{57}—10^{21}"). Diese Kleinzelle er-

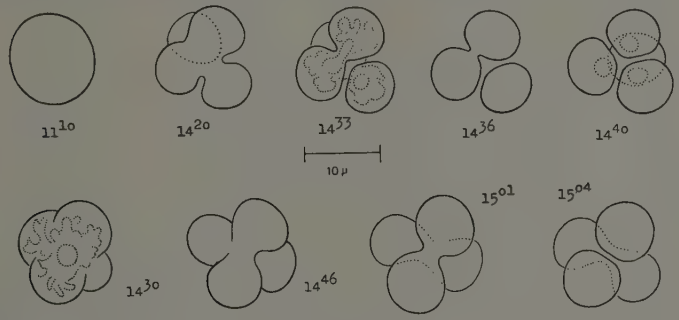

Abb. 5. *Porphyridium cruentum.* Zwei Fälle von simultaner Vierteilung in Tetraëderstellung im Leben verfolgt; die Membran ist nicht dargestellt, der Chromatophor mit Pyrenoid nur zum Teil eingezeichnet.

hielt ein entsprechend kleines Stück des Chromatophors, das keinen Pyrenoidteil enthielt. Ob ein Kern vorhanden war, ließ sich nicht feststellen (daß kernlose Kleinzellen vorkommen, wurde schon erwähnt; Abb. 1e). Abgesehen von dieser Unregelmäßigkeit drückte sich der abnorme Verlauf auch in einer deutlichen zeitlichen Verschiebung der aufeinanderfolgenden Furchungen aus: die Kleinzelle wurde als erste um 10^{16} abgeschnürt, um 10^{24} war die Abtrennung der zweiten Zelle beendigt, während die Teilung des restlichen Protoplasten erst um 10^{55} abgelaufen war. Im einzelnen können derartige abnorme Teilungen den verschiedensten Verlauf nehmen. Eine offenbar in ähnlicher, wenn auch komplizierterer Weise entstandene Zellgruppe stellt Abb. 2c dar, welche fünf Tochterzellen umfaßt; davon ist die eine — im Bild oben gelegene — sicher kernlos; die große im Bild unten liegende Zelle hat keine ihrer Größe entsprechende Aufteilung erfahren.

4. Knospenbildung.

In dem durch Abb. 6 belegten Fall wie wahrscheinlich auch in dem zuletzt besprochenen erfolgte die Abtrennung einer abnorm kleinen Zelle im Zusammenhang mit der Teilung der Mutterzelle in mehrere Tochterzellen. In anderen Fällen können Vorstülpungen oder „Knospen" auftreten, ohne daß sich die Mutterzelle im übrigen teilt. Auf Abb. 1 k

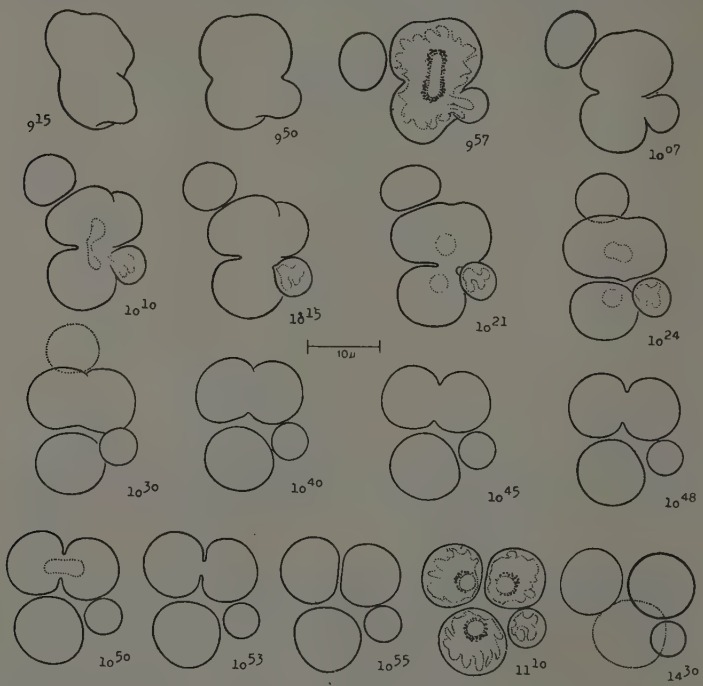

Abb. 6. *Porphyridium cruentum.* Unregelmäßige simultane Vierteilung im Leben verfolgt. Zwischen 9^{15} und 9^{50} erfolgte eine leichte Drehung der Zelle. Ab 9^{57} ist eine benachbarte Wanderzelle, die ab 10^{30} nach unten verschwindet, mitdargestellt. In einigen Figuren ist der Chromatophor samt Pyrenoid mit Karotinhof eingezeichnet; die Membran ist nicht zur Darstellung gebracht.

ist dieser Vorgang an einer zweikernigen Zelle dargestellt. Schnüren sich solche Knospen völlig ab, so ergeben sich die eingangs erwähnten kernlosen Klein„zellen", die nur ein kleines Chromatophorenfragment und kein Pyrenoid besitzen (Abb. 1 e unten, 1 c).

Nicht immer schnüren sich allerdings die Knospen tatsächlich ab; vielmehr kann die Knospung rückgängig gemacht werden. So wurde die auf Abb. 2e dargestellte Knospe nach einer Viertelstunde wieder rückgebildet, bis die Mutterzelle einen einfachen länglich-elliptischen Umriß zeigte. Dies bedeutet, daß die Zellwand weitgehend plastisch und der Protoplast formveränderlich ist; die Tatsache der leichten Flachdrückbarkeit der Zellen unter entsprechenden Außenumständen wie die Formveränderungen bei der Bewegung, die im nächsten Abschnitt geschildert werden, deuten in die gleiche Richtung. In einem sehr weiten Sinn könnte man solche Zellen fast als amöboid bezeichnen. Tatsächlich besitzen sie aber eine distinkte Membran (Abb. 1k). Leider konnten infolge ihrer Seltenheit zu wenige zurückgehende Knospungen untersucht werden, um die Erscheinung restlos aufzuklären.

Die Knospung ist im Fall von *Porphyridium* zweifellos ein pathologischer Vorgang. Sie ist freilich durch gleitende Übergänge mit der normalen Furchungsteilung verbunden und zeigt, daß sich eine Algenmembran zusammen mit dem Protoplasten furchen kann. Wollte man im Fall der gewöhnlichen Zellteilung noch daran zweifeln, daß keine primär einheitliche „Scheidewand" oder Entmischungszone gebildet wird, die sich erst nachträglich „spaltet", so ist dies im Fall der Knospung keineswegs möglich. In beiden Fällen entsteht die neue Membran als Behäutung neu gebildeter Plasmaoberflächen.

5. Lokomotion.

Läßt man frisch eingesammelte Lager samt ihrer erdigen Unterlage in einem verschlossenen Sammelglas ruhig stehen, so zeigt sich schon nach 12 Stunden ein mit freiem Auge sichtbarer auffallender roter Saum auf dem nackten Glas. An dick-schleimigen Lagern wie denen aus Schönbrunn tritt die Erscheinung besonders deutlich hervor, doch läßt sie sich in schwächerem Ausmaß auch an kümmerlichen Lagern anderer Standorte beobachten. Nach 2—3 Tagen kann der Durchmesser des auf das Glas übergetretenen Teils des Lagers 5 mm betragen. Es handelt sich hiebei, wie die unten mitgeteilten Versuche im einzelnen zeigen, um eine aktive Bewegung der Zellen in Schwärmen. Keinesfalls hat diese Art der Ausbreitung etwas zu tun mit der von VISCHER geschilderten Ausdehnung der Lager bei Benetzung infolge von Quellung der Gallerte.

Aktive Beweglichkeit wurde bei *Porphyridium* schon von DANGEARD und VISCHER geschildert. DANGEARD beobachtete, daß *Porphyridium*-Zellen in Flüssigkeit sich dem Lichteinfall entgegen bewegen,

auf fester Unterlage aber zur Ruhe kommen; die Bewegungsursache blieb unbekannt[1]). Vischer berichtet, daß auf Agarkulturen „plötzlich, nach Wochen oder Monaten, eine Zone junger Zellen das alte Lager umsäumte. Einmal glückte es, gerade den Augenblick der Ausbreitung zu erwischen: eine Anzahl nicht ganz runder, sondern amoebenartig leicht unregelmäßig geformter Zellen bedeckten in Abständen die Agaroberfläche. Eine Zellwand war nicht vorhanden und der Zellinhalt besonders deutlich sichtbar. Beim Auflegen des Deckglases auf den Agar zerfloß das periphere Plasma dieser Zellen und mischte sich mit dem Wasser, die Vakuolen platzten, und der Chromatophor rundete sich ab. Es sind also nackte Amoebenzellen vorhanden, wie wir sie bei den Bangiales und Nemalionales als Gonidien oder Monosporen kennen." Ein zwingender Beleg für die Auffassung, daß nackte, amöboide Zellen vorliegen, wird allerdings durch Text oder Abbildungen nicht erbracht. Platzen tritt, wie erwähnt, auch bei behäuteten Zellen ein; umgekehrt ist nicht einzusehen, warum nackte Zellen durch Auflegen eines Deckglases platzen sollten. Weiter schildert Vischer anhand seiner Abb. 5 „den Saum einer älteren Kultur auf Agar, kurz nachdem Amoebenzellen ausgewandert sind; sie haben sich, wie wohl meistens (?)[2]), gegen das Licht zu bewegt, und auf der Agaroberfläche sind ihre Kriechspuren zum Teil noch deutlich sichtbar."

Eigene Beobachtungen wurden in der gleichen Weise wie für die Verfolgung des Teilungsablaufs angestellt: es wurden also kleine Lagerstücke mit etwas anhaftender Erde als Hängepräparate montiert, und zwar ohne Wasserzusatz. Solche Präparate ermöglichen eine fortlaufende eingehende mikroskopische Kontrolle. Für gröbere Untersuchungen kann man größere Thallus- und Erdstücke auf einem Objektträger unter einer Glasglocke im feuchten Raum halten. Stellt man die Präparate an einem Nordfenster auf, so bemerkt man schon nach 4 Stunden, daß sich die Zellen innerhalb der Lagergallerte am Lichtrand anzusammeln beginnen. Die Ansammlung wird allmählich dichter, bis nach 12 Stunden an der Lichtseite ein dicker Wulst polygonal abgeplatteter Zellen, der schon bei Betrachtung mit freiem Auge auffällt, entstanden ist (einen kleinen Ausschnitt stellt Abb. 7, rechts unten, dar). Dabei schiebt sich nun der Rand der gemeinsamen Gallerte selbst vor, jedoch langsamer, als Zellen aus dem Inneren des Lagers nachwandern, so daß der Wulst infolge Übereinanderschiebens der Zellen —

1) Die Mitteilung ist mir derzeit im Original unzugänglich; die obigen Angaben gehen auf ein Referat Vouks und die Besprechung Vischers zurück.

2) Fragezeichen im Original.

nur sein äußerster Rand bleibt einschichtig — immer dicker wird. Der Wulst ist mit einer Gletscherzunge vergleichbar, und auch sein Profil dürfte mit dieser und aus den gleichen Gründen übereinstimmen.

Die Schnelligkeit des Vorrückens der Front entgegen dem Lichteinfall ist im einzelnen verschieden; dies hängt offenbar mit verschiedenem Wasserreichtum des Schleims, verschiedener Temperatur, Lichtintensität, Lebenszustand des Lagers u. dgl. zusammen. Die schnellste beobachtete Massenbewegung betrug 60 μ in der Stunde, die langsamste 20 μ. Die Bewegung einzelner Zellen bei lockerer Lage in der Gallerte kann während kürzerer Zeiträume auch höher sein (Abb. 7, 8). Die Gallerte

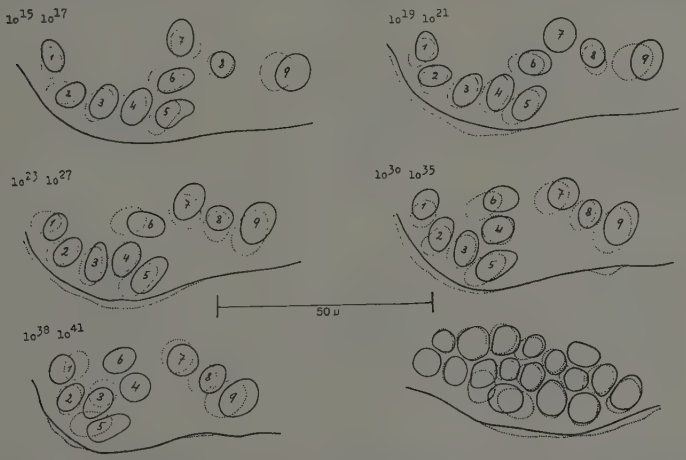

Abb. 7. *Porphyridium cruentum.* Fünf Stadien des Randes eines Lagers, der sich hängend über das Deckglas vorschiebt. Rechts unten ein Ausschnitt aus einem älteren Präparat mit langsamerer Bewegung der Zellen. Die gepunktete Linie bedeutet die jeweils spätere Lage der Zellen laut Zeitangabe; in der Figur rechts unten stellt die gepunktete Linie die Lage um $^1/_4$ Stunde später dar. Lichteinfall im Bild von links unten.

kriechender Lager ist so dünnflüssig, daß sich kleine Bakterienstäbchen in ihr lebhaft zu bewegen vermögen.

Um die Bewegungen in der Horizontalen klar beobachten zu können, darf das Präparat nicht allzu intensiv von unten her durch den Mikroskopspiegel beleuchtet werden. Anderenfalls bewegen sich die Zellen nach unten zu vom Beschauer weg. Ein solcher Fall ist auf Abb. 6 zwischen 9^{57} und 10^{30} widergegeben: nachdem die dargestellte Zelle zunächst in der Horizontalen um die große, sich furchende Zelle herumgekrochen war, rückte sie ab 10^{24} in die Tiefe, bis sie um 10^{40}

gänzlich aus der Einstellebene verschwunden war. Voraussetzung für solche Bewegungen ist natürlich eine entsprechende Dicke der Lagergallerte.

Der erwähnte Fall ist auch in anderer Hinsicht von Interesse. Er zeigt erstens, daß Wanderzellen andere Zellen so dicht berühren können, daß Abplattung eintritt, wobei aber ein deutlicher „leerer“

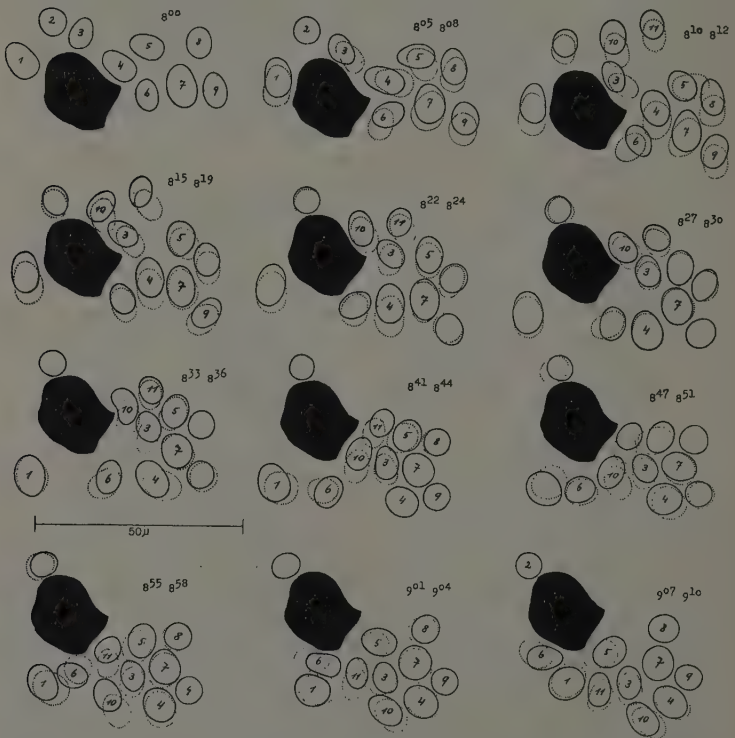

Abb. 8. *Porphyridium cruentum.* Bewegung der Zellen im inneren Teil eines Lagers in der Nähe eines Hindernisses. Darstellung wie in Abb. 7. Lichteinfall im Bild von unten; Deckglashängepräparat.

Zwischenraum sichtbar bleibt; dieser wird durch die Membranen der beiden Zellen hervorgerufen (vgl. auch Abb. 9 und den späteren Text). Die Wanderzellen besitzen also eine Membran, sind nicht nackt, obwohl mäßige Formveränderungen leicht möglich sind. Der Fall zeigt weiters, daß unter den gleichen Bedingungen neben-

einander Wander- und Ruhezellen, die sich teilen können, vorkommen können. Das Zahlenverhältnis beweglicher, unbeweglicher und sich teilender Zellen ist im einzelnen sehr verschieden. Mitunter werden unbewegliche Zellen nach Stunden beweglich und stellen dann ihre Bewegung wieder ein (vgl. z. B. Zelle 2 in Abb. 8). Im allgemeinen sind aber nur jene Zellen bewegungsfähig, welche die „Normalgröße", d. h. jene Größe besitzen, die der Zweiteilung zugeordnet ist. Größere Zellen, denen Mehrfachteilung eigentümlich ist, sind nur ausnahmsweise in Bewegung zu finden.

Die Massenbewegung, die eine gewisse Ähnlichkeit mit der Schwarmbildung der Myxobakterien zeigt, kommt nach einigen Tagen zum Stillstand. Die Zellen speichern dann viel Stärke, die Chromatophoren verblassen, Zellteilungen hören auf; es tritt also unter den für längere Zeiträume ungünstigen Bedingungen eine allgemeine Depression ein. Unter anderen Außenbedingungen könnte die Bewegung wohl viel länger dauern. Die Frage, wie lange sich eine *Porphyridium*-Zelle aktiv bewegen kann, ist von einem gewissen allgemeinen Interesse; denn, da die Bewegung die Teilung ausschließt, würde eine unbegrenzt bewegliche Zelle einen eigentümlichen Beitrag zum Problem der Unsterblichkeit der Protistenzelle darstellen.

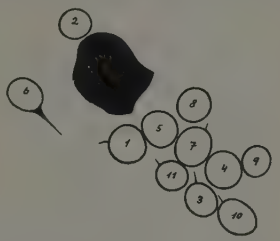

Abb. 9. Lage der in Abb. 8 dargestellten Zellen um 9^{30} Uhr, gefärbt mit Toluidinblau - Zuckerlösung; gleiche Vergrößerung (die Zellen sind etwas aufgebläht).

Der Massenbewegung liegt, wie die nähere Untersuchung ergibt, eine Bewegung der einzelnen Zellen zugrunde. Die Abb. 7 und 8 zeigen, daß sich im großen ganzen die Zellen dem Lichteinfall entgegen bewegen; sie können selbst Hindernisse umkriechen, die ihnen im Wege stehen (Abb. 8; beachte besonders Zelle 10 zwischen 8^{15} und 8^{41}!). Im einzelnen kommen aber verschieden gerichtete oder sogar gegenläufige Bewegungen benachbarter Zellen vor (Zelle 1 und 6 in Abb. 8 zwischen 8^{55} und 9^{10}; beide Zellen bewegen sich ab 8^{33} quer zum Lichteinfall; vgl. auch die Endstellung der Zelle 6 in Abb. 9) Trotz der deutlichen Autonomie der einzelnen Zellen können wohl auch gegenseitige Beeinflussungen durch die Gallerte erfolgen, indem z. B. lebhafter bewegliche Zellen andere mitschleppen oder beiseite schieben. Namentlich in dichten Zellansammlungen, wie dem Ausschnitt auf Abb. 7, rechts unten, müssen Verschiebungen einzelner Zellen solche anderer nach sich ziehen.

Lebhaft bewegliche Zellen sind meist in der Bewegungsrichtung langgestreckt (Abb. 7, 8). Abweichungen von dieser Regel sind allerdings nicht allzu selten; auch ungefähr kugelige Zellen bewegen sich manchmal gerichtet. Vorübergehend können sich langgestreckte Zellen auch schief zur Längsachse bewegen. Nimmt man als Bewegungsursache einseitige Gallertabscheidung an, wie dies weiter unten näher ausgeführt wird, so stimmt hiezu, daß die Gallertstiele meist in der Richtung der Längserstreckung der Zellen laufen, manchmal aber auch seitlich ansetzen (Abb. 3b links).

Die Zellen vermögen während der Bewegung langsam und allmählich ihre Gestalt zu verändern. Wie die Abbildungen zeigen, besteht aber keine Ähnlichkeit mit Amöboidie.

Durchaus gleichartige Bewegungen stellen sich in Lagern ein, die Benetzung ertragen, wenn man kleine Stücke auf Objektträgern mit einem Tropfen Wasser bedeckt. Bei Aufstellung am Licht sieht man schon nach wenigen Stunden einen roten Saum an der Lichtseite des Tropfens. Dieser Saum besteht, wenn das Licht schräg von oben einfällt, wie es an einem Fenster die Regel ist, aus einer Zellansammlung hauptsächlich an der Oberfläche der Wasserkuppe; auf dem Boden liegen nur vereinzelte Zellen. Es ist danach zweifellos, und auch die unmittelbare Beobachtung frei im Wasser suspendierter Zellen zeigt dies, daß die Zellen zu ihrer Bewegung keine feste Unterlage benötigen. Es bestätigt sich also die früher erwähnte gleichartige Beobachtung Dangeards.

Mangels zu geringer Menge an Material von Lagern, deren Zellen in Flüssigkeit nicht geschädigt wurden, konnte die Erscheinung nicht eingehend verfolgt werden. Doch ließ sich sicherstellen, daß auch diese Zellen Gallertstiele bilden, und daß sie auch eine mit Toluidinblau deutlich färbbare, distinkte Membran besitzen. Die Gallertstiele sind allerdings verquollener und mehr wolkenartig, wenn auch im ganzen morphologisch abgegrenzt, und die Membran ist dünner als in „trockenen“ Lagern; amöboid formveränderliche Zellen wurden auch unter diesen Bedingungen niemals angetroffen. Es ist daher die Annahme wohl erlaubt, daß die Bewegung grundsätzlich gleichartig wie in den eingehender untersuchten Fällen erfolgt. Vermutlich tritt aber eine besonders weitgehende Verschleimung der Membranen ein. Die geringe Größe der Zellen und ihr offensichtlich niedriges spezifisches Gewicht unterstützen die „Kriechbewegung“ frei durch das Wasser. Zudem wird die unmittelbare Umgebung der sich bewegenden Zelle gewissermaßen in Gallerte verwandelt; in einem kleineren Tropfen ist nach einiger Zeit vielleicht überhaupt kein „Wasser“, sondern nur mehr Schleim vorhanden. Ein färberischer Nachweis dieser

angenommenen dünnflüssigen Gallerte gelang allerdings nicht; doch ist auch die Grundgallerte ohne Wasser auf dem Glas kriechender Schwärme, die sich an ihrer Grenzfläche gegen die Luft durch ihren Lichtbrechungsunterschied gegenüber dieser sofort verrät, nicht anfärbbar. Nur die Eigenmembran und etwa vorhandene — oder besser gesagt nicht völlig verquollene — Gallertstiele färben sich. In beiden Fällen ist die färberisch sichtbare Grenze nicht die wirkliche Grenze gegenüber der gemeinsamen homogenen Gallerte, und diese entsteht ja aus jener.

Im ganzen genommen kann die Ursache der Bewegung nur in der Verquellung vorwiegend einseitig, und zwar am relativen Hinterende, abgeschiedener Gallerte liegen. Daß Gallerte nicht nur am Hinterende entsteht, ergibt sich aber ohne weiteres aus dem Vorhandensein eines vor den Zellen hergeschobenen Gallertrandes (Abb. 7); der Anteil einer einzelnen Zelle ist unmittelbar aus Abb. 7 um 10^{35}, rechts, ersichtlich. Die hinten abgeschiedene „Bewegungsgallerte" ist allerdings nicht einfach mit den sichtbaren Gallertstielen gleichzusetzen. Gerade in lebhaft beweglichen Schwärmen fehlen regelmäßig distinkte Gallertstiele oder sind nur als kleine Stummel ausgebildet (Abb. 9). Dies bedeutet, daß die polar abgeschiedene Gallerte, die unter gewissen Umständen zu distinkten Stielen erstarren kann, bei lebhafter Bewegung völlig oder nahezu völlig verquillt. Wahrscheinlich werden morphologisch wohlentwickelte Gallertstiele nur dann gebildet, wenn die Bewegung unvollkommen ist oder zum Stillstand kommt.

Die Bewegung erfolgt ruhig und annähernd stetig, nicht aber ruckweise infolge explosiver Schleimausscheidung durch polare Porenapparate hindurch, wie dies Pascher und Petrova für die Bangiacee *Chroothece mobilis* festgestellt haben. Die Wand der *Porphyridium*-Zelle besitzt keine Poren: die Bewegungsgallerte wie die Gallerte überhaupt entsteht durch Verschleimung der äußeren Membranschichten. Dabei kann jeder Punkt der Oberfläche zum Hinterende werden. Die *Porphyridium*-Zelle ist ja grundsätzlich kugelig organisiert, was sich primär im Protoplastenbau äußert — der Kern liegt an einer beliebigen Stelle (Abb. 3a); bei *Chroothece* sind dagegen längliche Zellen vorhanden und es bestehen gewisse Beziehungen zwischen Kernlage und Bewegungsrichtung. Nur während der Teilung entwickelt *Porphyridium* eine Längsachse und nur zu dieser besteht eine fixe Lagebeziehung des Kerns. Die Längsstreckung während der Bewegung steht in keinem Zusammenhang mit der Teilungsachse, die selbst wohl kaum als autonom anzusehen ist (welche Faktoren hiebei induzierend wirken, wäre Gegenstand einer besonderen Untersuchung).

Gegenüber den Angaben Vischers für *Porphyridium* ergeben also meine Beobachtungen einige Unterschiede, die zum Teil in der verschiedenen Versuchsanstellung, zum Teil in verschiedener Deutung liegen. Auf der Agaroberfläche befindliche Zellen vermögen für sich allein aus einer Zellenansammlung auszukriechen (Vischers Abb. 11, 5), auf der trockenen Glasoberfläche vermögen sie es nicht, sondern treten hier in Schwärmen auf. Soweit handelt es sich um verschiedene Versuchsanstellung. Vischer spricht aber weiterhin von „nackten, amöboid beweglichen Zellen" (S. 91, vgl. auch mein Zitat S. 11). Hiebei handelt es sich um eine Deutung, für die keine bündigen Beweise und Bilder gebracht werden; Vischer war hinsichtlich der Bewegung überhaupt auf zufällige Gelegenheitsbeobachtungen angewiesen. Daß auf Agar die Membranen unter Umständen dünner werden können als im Fall der „trockenen" Lager, ist möglich; sie sind auch bei in Flüssigkeit beweglichen Zellen dünner als sonst. Daß aber die Annahme amöboider Bewegung nicht aufrechterhalten werden kann, ergeben sämtliche der oben mitgeteilten Beobachtungen. Abgesehen davon, daß das relativ feste *Porphyridium*-Plasma, in dem jede Art von Plasmaströmung und auch Brown'sche Molekularbewegung fehlt[1]), eo ipso für solche Bewegungen ungeeignet ist, ist immer eine distinkte, wenn auch schleimige oder an ihrer Außenseite auch ganz verschleimende Membran vorhanden.

6. Ökologie.

Als Standorte von *Porphyridium cruentum* werden allgemein angegeben „feuchte, schattige Orte", „feuchte Erde", „feuchte Mauern und Steine", Stellen „unter Dachtraufen", „unreine Orte" u. dgl.; Chodat und Schiller halten es für wahrscheinlich, daß die Alge urinliebend ist.

Ich selbst kenne *Porphyridium cruentum* von etwa 50 Standorten, die hauptsächlich in und bei Wien und in den Ostalpen liegen (Nieder- und Oberdonau, Salzburg, Tirol, Steiermark, Kärnten). Da es zu den häufigsten Algen gehört, ist es nicht schwer aufzufinden (vgl. z. B. die Liste bei Hansgirg). Manche dieser Standorte konnte ich anläßlich von Landaufenthalten durch längere Zeit, bei Regen und Schönwetter, äußerlich und mikroskopisch eingehender untersuchen; von den meisten konnte freilich nur im Vorbeigehen Notiz genommen werden. Übereinstimmend mit älteren Angaben läßt sich feststellen, daß die Alge nur in der Nähe menschlicher Siedlungen vorkommt; meines Wissens besteht in der Literatur keine einzige abweichende Angabe. Ein ge-

1) Molekularbewegung tritt nur in artifiziell verwässertem Plasma bzw. in den dann gebildeten Saftvakuolen auf.

wisser Grad der Verschmutzung ist überall unverkennbar; er wechselt freilich stark: von Stellen, die nur von Straßenstaub erreicht werden, bis zu solchen, welche regelmäßig von Hunden besucht werden, gibt es alle Übergänge. VISCHER fand in Kulturversuchen, daß *Porphyridium cruentum* auch auf rein mineralischer Unterlage wachsen kann; es wird aber durch Zusatz organischer Stoffe (Glukose, Asparagin, Glykokoll) „deutlich gefördert"; vor allem werden „normale Zellen von regelmäßiger Gestalt und Größe" ohne Zusatz organischer Stoffe kaum gebildet. Somit besteht im wesentlichen Übereinstimmung zwischen den Freilandbeobachtungen und den Ergebnissen der Kulturversuche.

Im einzelnen sind die ernährungsphysiologischen Zusammenhänge allerdings höchst verwickelt. So hat VISCHER gefunden, daß Glukose das Wachstum bei höheren Lichtintensitäten, die sonst hemmend wirken, fördert; Glukose „befähigt" die Alge, „bei starker Belichtung zu gedeihen; ohne Glukose muß sich *Porphyridium* erst langsam an das starke Licht gewöhnen". Die Gründe hierfür sind noch unbekannt.

Die häufige Lichtarmut natürlicher Standorte kann allerdings einen indirekten Grund haben, nämlich den, daß an solchen Orten keine langandauernde Austrocknung erfolgt, die den Lagern verderblich werden könnte. An offenen Stellen halten sich die Lager oft nicht lang; an geschützten vermögen sie jahrzehntelang zu wachsen: so kenne ich das eingangs erwähnte Vorkommen bei der Römischen Ruine im Schönbrunner Schloßpark seit dem Jahre 1923, d. h. nunmehr 20 Jahre.

Der Begriff der „Feuchtigkeit" des Standorts, wie sie in den Literaturangaben hervorgehoben wird, bedarf weiterhin einer näheren Betrachtung. Im allgemeinen siedelt sich die Alge auf „feuchter" Erde, auf „feuchten" Mauern usw. dort an, wo es zwar bei Schönwetter feucht ist, wo es aber bei Regenwetter am trockensten bleibt. Die Angabe des Vorkommens „unter Dachtraufen" ist vollends mißverständlich. An solchen Stellen wächst *Porphyridium* ausnahmslos innerhalb des herabtropfenden Regenwassers und nur dann, wenn das Dach weit vorspringt und kein unmittelbarer Wetteranprall besteht, also im regengeschützten Raum, wo unmittelbare und reichliche Benetzung ausgeschlossen ist. Untersucht man solche Standorte an Hausmauern selbst bei Platzregen, so kann man sich leicht überzeugen, daß die *Porphyridium*-Lager unbenetzt bleiben oder nur von einzelnen Spritzern getroffen werden. Der zur Verfügung stehende Raum unter dem vorspringenden Dach muß mindestens etwa $^1/_2$ m betragen. Unmittelbar im Aufprall der herabfallenden Tropfen wächst — schon aus mechanischen Gründen — überhaupt nichts. Gegen die Hausmauer zu findet sich eine charakteristische Zonenbildung,

die im Einzelfall aus verschiedenen Komponenten zusammengesetzt sein kann: zu äußerst wächst z. B. die Grünalge *Hormidium*, hierauf folgen Moosprotonemen und erst dann, also der Hauswand am meisten genähert, tritt *Porphyridium* auf; oder die vorgeschobene Zone wird von der saproben Blaualge *Phormidium autumnale* gebildet. Von einem derartigen *Porphyridium*-Standort, dem *Phormidium* vorgeschoben ist, habe ich seinerzeit ein Lichtbild gegeben (1932, Abb. 4). Auf diesem Bild ist allerdings nicht zu erkennen, daß der abgebildeten Stallmauer ein weitausladendes niedriges Dach überlagert ist, so daß bei Regen zwar die *Phormidium*-Lager, nicht aber die von *Porphyridium* vom Wasser erreicht werden. An anderen Orten kann die Zonenbildung noch auffallender werden, indem am Grund einer längeren Mauer meterlange grüne, schwarze und rote Streifen in bestimmtem Abstand sich hinziehen; dabei nimmt *Porphyridium* immer den innersten Platz ein. Die Eigentümlichkeit, unmittelbarer Benetzung auszuweichen, zeigt sich eindrucksvoll auch bei Vorkommnissen in offenen Holzschuppen, auf überdachten Wegen (z. B. unter dem Kursalon in Badgastein). Die gleiche „Ombrophobie" tritt auch an Lagern hervor, die auf vertikaler Unterlage wachsen: sie benützen dann vorspringende Ziegelsteine, Ritzen im Verputz u. dgl., um sich auszubreiten. In solchen Lagern stellt sich, wenn sie plötzlich benetzt werden, die früher besprochene Erscheinung der Plasmoptyse ein. Indirekt und langsam können sie aber Wasser ohne Schaden aufnehmen: die Feuchtigkeit der Luft bei Regenwetter bewirkt, daß die Lager, die bei Trockenheit matte, dünne Krusten sind, aufquellen und ein glänzend-schleimiges Aussehen annehmen.

Nichtsdestoweniger gibt es auch Vorkommnisse, wo die Lager vom Regen erreicht werden. Auch hier meiden sie zwar die Stellen des stärksten Anpralls und sind durch eine Mauer, ein vorspringendes Dach u. dgl. etwas geschützt. Solche Lager enthalten nach einsetzendem Regen mehr oder wenige aufgeplatzte Zellen; die überlebenden genügen aber, um die weitere Vegetation zu ermöglichen. An derartigen Stellen schwankt die Ausdehnung der Lager stark; es scheint, daß sie auch ganz verschwinden können. Lang andauernde Lager kommen vielleicht nur an Standorten mit stabileren Feuchtigkeitsverhältnissen vor. In Warmhäusern lebende Lager, wie sie Vischer erwähnt, genießen ebenfalls stabile Verhältnisse; vermutlich besitzen sie dauernd einen relativ niedrigen osmotischen Wert.

Es ergibt sich wohl, daß für das Vorkommen, abgesehen von anderen Bedingungen, nicht nur zu starke Austrocknung, sondern auch zu starke Benetzung begrenzend wirkt. *Porphyridium cruentum* hat also

seinen Lebensraum zwischen den beiden Extremen: zuviel und zuwenig Wasser zu wählen. In gewissem Sinn ist es als trockenresistenter Atmophyt aufzufassen. Im Unterschied zu anderen solchen Algen, die unbenetzbar sind, — z. B. eine bestimmte Wuchsform von *Hassallia (Tolypothrix) byssoidea* (GEITLER 1937) —, nimmt es bei Benetzung lebhaft Wasser auf, allerdings unter unnatürlichen Verhältnissen im Laboratorium und selbst manchmal im Freien zu seinem Verderben.

Ist die „Ombrophobie" von *Porphyridium cruentum* im allgemeinen auch ein auffallendes Kennzeichen, so darf doch andererseits in Anbetracht der Vielheit der Faktoren, die am natürlichen Standort zusammenwirken, in keinen zu starren Schematismus verfallen werden. *Porphyridium* ist, wie auch die Kulturversuche VISCHERS gelehrt haben, weitgehend anpassungsfähig, wenn ihm genügend Zeit gelassen wird, und vermag im besonderen den Wassergehalt des Plasmas entsprechend zu regulieren.

7. Allgemeines.

Teilungstypus. Bei der Zweiteilung von *Porphyridium* bildet sich im Äquator eine Ringfurche, die sich unter Membranbildung in ihr so weit einsenkt, bis die Durchtrennung in zwei Tochterzellen erreicht ist; analog verläuft die Mehrfachteilung. Bildlich gesprochen faltet sich die Membran, oder genauer ihr größter Teil, denn es bleibt eine dünne Oberflächenschichte unbeteiligt, mit ein; in Wirklichkeit geschieht dies dadurch, daß vom Plasma neue Membransubstanz in dem Mass gebildet wird, als neue Plasmaoberflächen entstehen.

Dieser Teilungstypus, der oft postuliert, aber wohl nie in der bei *Porphyridium* verwirklichten Klarheit gefunden wurde, schließt sich eng an die Furchungsteilung eines nackten bzw. mit Pellikula bekleideten Protoplasten an, wie er bei Flagellaten oder Amöben auftritt; im Unterschied zu diesen einfachsten Fällen ist ihm wesentlich, daß eine typisch behäutete Zelle vorliegt. Infolge ihrer besonderen Organisation verhält sich die Wand nicht viel anders als eine Plasmaoberflächenhaut, obwohl es sich um eine Pektinmembran handelt.

Eine andere Stufe der phylogenetischen Weiterentwicklung nackter Zellen, die bei einfachen Algen verbreitet ist, besteht bekanntlich darin, daß die Zellwand in die Teilung nicht einbezogen wird, sondern als „Leiche" zurückbleibt, während sich die Teilung allein am Protoplasten abspielt; ein derartiges Verhalten läßt sich unmittelbar mit der Keimung einer behäuteten Flagellaten- oder Amöbencyste homologisieren. Stärker abgeleitet sind Fälle, wo eine Scheidewand gebildet wird und die alte Membran, oder auch nur ein Teil derselben weiter verwendet wird;

solche Scheidewände sind anscheinend der Anlage nach meist einfach, stellen also keine Einfaltung dar; sie wachsen aber wie eine Furche zentripetal. Vollends abgeleitet sind intraplasmatisch entstehende und zentrifugal wachsende Scheidewandanlagen, wie sie bei den Metaphyten in Phragmoplasten, Metazoen als „Diastemen„ (Belar) auftreten.

Diese kurz skizzierte Auffassung, die das gesamte Teilungsgeschehen einheitlich umfaßt — auch besondere Teilungstypen wie die Knospung lassen sich zwanglos eingliedern —, geht im wesentlichen auf die Vorstellungen Paschers und Belars zurück. Neuerdings nimmt Mühldorf gegen sie Stellung, da sie ihm auf Grund seiner Ergebnisse nicht mehr brauchbar erscheint. Ein wichtiges Ergebnis der Untersuchungen Mühldorfs (1941) besteht darin, daß nicht alles Furchung ist, was als solche angesehen wurde. So sind z. B. die simultan entstehenden Pollenkörner der Angiospermen nicht das Ergebnis einer Furchungsteilung, sondern nehmen ihren Anfang mit der Bildung intraplasmatischer Scheidewände oder Zellplatten; erst in diese bisher übersehene oder nicht beachtete Struktur schneidet nachträglich die sog. „Furche“ ein; die Pollenbildung gliedert sich somit durchaus in den allgemeinen Teilungstypus der Kormophyten ein. Weiter hat Mühldorf (1938) gefunden, daß die Scheidewände der Blaualgen nicht durch Einfaltung enstehen, wie ich vermutete, sondern einfach angelegt werden[1]); allerdings wachsen sie zentripetal, zeigen also hierin eine Ähnlichkeit mit einer Furchung; diese Ähnlichkeit ist, wie unten gezeigt wird, nicht nur äußerlicher Natur.

Mühldorf will den Begriff der Furchung allein auf das Sichtbarwerden oberflächlicher seichter Einsenkungen oder noch lieber auf die tierische Eifurchung beschränken. Was bisher im allgemeinen als Furchungsteilung bezeichnet wurde, will er als Zelldurchschnürung unterscheiden und im Fall der Mitbeteiligung einer festen Wand von Membranleistenbildung sprechen. Er geht dabei davon aus, daß Furchung dem Wortsinne nach eine oberflächliche Ringbildung ohne Entstehung neuer Oberflächen und daher ohne neue — plasmatische oder „tote“ — Häute bedeutet. In diesem Sinn verstanden kann sich aber eine Zellteilung überhaupt nicht durch Furchung abspielen, da selbst bei sehr seichter Furchenbildung (Flagellaten, Amöben) die beiden Tochterzellen schließlich doch eine größere Oberfläche als die Mutterzelle besitzen. In Wirklichkeit gelangt früher oder später Plasma an die Oberfläche und entmischt sich zu einer Hautschicht. Die Unterscheidung Mühldorfs, die er in den Vordergrund rückt: „Verwendung

1) Meine Vermutung stellt Mühldorf als Behauptung dar, was ich anderenorts schon richtiggestellt habe.

der vorhandenen Haut oder Neubildung von Hautsubstanz" erscheint also nicht so wesentlich. In dieser Hinsicht gibt es eine gleitende Reihe, deren einzelne Glieder durch äußere Umstände, so den ± engen Zusammenhalt der Tochterzellen, bestimmt werden. Weiterhin erscheint auch MÜHLDORFS Unterscheidung der Scheidewandbildung durch Entmischung in einem anderen Licht, wenn man bedenkt, daß Entmischung bei jeder Teilung außer im Idealfall einer Teilung ohne Bildung neuer Oberflächen erfolgt. Tatsächlich gehen seichte Furchung, enge Furchung (oder „Einfaltung" oder Bildung einer doppelteu Scheidewand) und Bildung einer einfachen Scheidewand mit nachträglicher „Spaltung" ineinander über, und dies manchmal am gleichen Objekt oder bei verwandten Formen. Aus einer Einfaltung wird eine Scheidewand dann, wenn nicht mehr zwei, sondern nur mehr eine „Oberfläche" entmischt wird; ist der Vorgang mit Membranbildung verbunden, so entsteht ein einheitlicher Membranring. Bemerkenswert sind einzellige Blaualgen wie *Synechocystis* oder *Synechococcus*, die eine dünne elastische, gleichsam dem Protoplasten angehörige Membran besitzen: diese Membran erfährt zuerst eine seichte Einfurchung, die Furche wird dann enger und geht schließlich in eine Art von „Schneide" über, die keine Membranfalte mehr ist, sondern als einheitliche Ringleiste vorrückt (vgl. meine Abb. 27 und 28, 1936); nach MÜHLDORFS Terminologie müßte man einen solchen einheitlichen Ablauf drei Teilungstypen zurechnen Bei *Porphyridium* wird dagegen das Anfangsstadium bis zum Ende gleichartig fortgeführt. Umgekehrt entsteht in stark abgeleiteten Fällen, wie bei *Spirogyra*, von Anfang an eine einheitliche Entmischungszone mit einheitlicher Membrananlage.

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß die zentripetale Zellteilung je nach Organisationshöhe in verschiedenen Modifikationen in Erscheinung tritt. Im ursprünglichsten Fall erfolgt im Zusammenhang mit Oberflächenkräften Bildung einer Ringfurche, in der je nach ihrer Enge mehr oder weniger Hautsubstanz entmischt wird. Dabei kann die Haut bloß plasmatischer Natur sein oder wie bei *Porphyridium* aus „toter" abgeschiedener Substanz bestehen. In vorgeschrittenen Fällen, wo der Protoplast in einer festen Hülle eingesperrt ist, geht die Furchungsteilung wenigstens in ihrem späteren Verlauf unter Bildung einer einfachen Entmischungszone vor sich. Auch solche Zellen furchen sich; die zellmechanischen Mittel, mit deren Hilfe die Furchung durchgeführt wird, sind eben je nach der Gesamtorganisation verschieden. Allen Fällen von Furchungsteilungen ist eine oberflächlich entstehende, doppelte oder einfache oder anfangs doppelte, dann ein-

fache, zentripetal vorrückende Entmischungszone, in der Membranbildung erfolgen kann oder nicht, gemeinsam[1]).

Mehrfachteilung. Mehrfachteilungen sind bei Protisten nicht selten. In allen bekannten Fällen handelt es sich aber um unbehäutete Protoplasten oder, falls eine Haut vorhanden ist, spielt sich die Teilung nur am Protoplasten allein ab (so z. B. bei der Zoo- und Autosporenbildung der Protococcalen). Bei *Porphyridium* ist dagegen die Zellwand mitbeteiligt. Man kann den Vorgang daher nicht einfach als Autosporenbildung auffassen. Es handelt sich vielmehr um eine gewöhnliche vegetative Teilung, die sich aber nicht an einer zweikernigen Zelle abspielt, sondern eine mehrkernige vorfindet und daher in einer Zerlegung in mehrere Teilprodukte besteht.

Dabei wird nicht nur die Zelle als solche bzw. das morphologisch nicht weiter differenzierte Plasma simultan zerlegt, sondern auch Chromatophor und Pyrenoid teilen sich gleichzeitig in vier Stücke. Im Fall der Mehrfachteilungen in Algenzellen ist dies nicht der Fall: zur Zeit der Protoplastenzerlegung sind nicht nur entsprechend viele Kerne, sondern auch schon entsprechend viele Chromatophoren vorhanden, der Mutterprotoplast enthält also schon alle Teile der zukünftigen Tochterzellen.

Die Mehrfachteilung von *Porphyridium* ist keineswegs ein pathologischer Vorgang. Sie läßt sich nicht mit dem Auftreten vielpoliger Spindeln oder falscher Phragmoplastbildung u. dgl. vergleichen. Große, mehrkernige Zellen treten vielmehr in üppigen „Dauerlagern“ ganz gewöhnlich auf und teilen sich regelmäßig in der geschilderten Weise und ohne pathologische Folgen. Nur manchmal kann die Teilung, wie aber jede andere auch, einen pathologischen Verlauf nehmen; vielleicht besitzen die mehrkernigen Zellen hierzu eine größere Neigung als die sich zweiteilenden; an sich ist der Vorgang aber im Rahmen der Organisation normal durchführbar und wird auch meist normal durchgeführt.

Besondere Beachtung verdient die nahezu völlige Gleichzeitigkeit der Durchteilung. Die beobachteten geringen zeitlichen Unterschiede erklären sich daraus, daß die Mutterzelle leichte Asymmetrieen aufweist und die Furchen nicht allseitig genau gleichzeitig und in gleichen Abständen auftreten. Im großen ganzen herrscht durchaus wirkliche Simultanie. Bei der sog. simultanen Zoo- oder Autosporenbildung z. B. von Protococcalen scheint keine strenge Gleichzeitigkeit zu bestehen, vielmehr wird der Protoplast nacheinander in immer kleiner werdende Stücke zer-

1) In anderer Form und mit anderen Beispielen, zum Teil auch ausführlicher als hier, habe ich schon früher (1941, 3 ff.) zu Mühldorfs allgemeinen Erörterungen Stellung genommen.

legt. In den meisten Fällen fehlen allerdings über diesen Gegenstand eingehende, vor allem auf Lebendbeobachtungen beruhende Untersuchungen.

Bei *Porphyridium* wird ein mehrkerniger Protoplast gleichzeitig nach verschiedenen Richtungen durchgeteilt. Die Richtung der Furchen wird dabei durch die Lage der Kerne bestimmt. Die Kerne nehmen die Stellen größten Abstandes ein (wie in Pollenmutterzellen und wohl überall, wo keine besonderen abändernden Innenbedingungen herrschen). In vierkernigen Zellen zeigen sie bei Kugelform Tetraëderstellung, bei abgeflachter Gestalt liegen sie quadratisch; dementsprechend zerlegt sich der Protoplast.

Zellbau und Bewegung. Die Membran von *Porphyridium* ist in mehrfacher Hinsicht merkwürdig. Sie besitzt einerseits den Charakter einer typischen Algenzellwand — Vischer spricht von einer „soliden Zellwand aus Pektin"—, ist aber andererseits weitgehend plastisch und daher der Einfaltung bei der Teilung und Formveränderungen bei der Kriechbewegung fähig. Dazu kommt ihre starke Verschleimbarkeit, die bei der Bewegung besonders auffallend in Erscheinung tritt. Ihre Beschaffenheit fällt wohl in den Rahmen der allgemeinen Rhodophytenorganisation, für welche gallertige Membranen ja bezeichnend sind.

Die starke Produktion leicht verquellender Gallerte im Zusammenhang mit ihrer polaren Bildung ist die Ursache der gerichteten Bewegung der Zellen. Polarisierend wirkt die Richtung des Lichteinfalls; Anhaltspunkte für eine autonome Polarität des Protoplasten, die sich etwa in der Lage des Kerns ausdrücken würden, fehlen. Auch *Porphyridium sordidum*, das ich in einem Jaucheabfluß fand, ist offenbar aktiv beweglich (1932). Es besiedelt die Oberfläche von *Phormidium*-Lagern und bleibt auch bei Bewegung der *Phormidium*-Fäden immer an der Oberfläche, kriecht also aus dem Fadengewirr aus und wird nicht von ihm überwuchert, wie es bei passivem Verhalten der Fall sein müßte. Die vermutete Bewegung sicher nachzuweisen war allerdings infolge der primitiven Hilfsmittel während eines Sommeraufenthaltes nicht möglich.

Bewegungen durch Verschleimungen von Membranen — die nicht mit solchen der Desmidiaceen und von *Chroothece* infolge von Gallertabscheidung durch Membranporen zu verwechseln sind — sind wahrscheinlich auch bei anderen Algen vorhanden. So sieht man manche Tetrasporalen und Protococcalen bei Kultur auf Agar sich über die Agaroberfläche ausbreiten; diese Bewegungen erfolgen aber offenbar viel langsamer als im Fall von *Phorphyridium*. Schnellere Bewegungen führen einzellige Blaualgen, z. B. *Synechococcus*, aus (vgl. Geitler 1936).

Nicht ohne weiteres mit solchen Bewegungen gleichzusetzen ist aber wohl das Verhalten der Monosporen und anderer Fortpflanzungszellen der Rotalgen. Vischer ist geneigt, eine Gleichsetzung in dieser Hinsicht vorzunehmen, da er die beweglichen Zellen von *Porphyridium* wie jene für nackt hält. Tatsächlich ist die Bewegungsweise der Monosporen, Spermatien usw. noch nicht aufgeklärt. Vielleicht handelt es sich im Gegensatz zu *Porphyridium* um echt amöboide Bewegungen, vielleicht liegt auch ein ganz anderer Mechanismus zugrunde. An Spermatien von *Batrachospermum* konnte ich ziemlich lebhafte Rotation an Ort ohne Veränderung der Kugelform beobachten, was vorläufig völlig unverständlich bleibt.

Die eigenartigen innerplasmatischen Verhältnisse, die in der *Porphyridium*zelle herrschen und im Zusammenhang mit Änderung der ökologischen Bedingungen bezeichnende Schwankungen erfahren, würden eine nähere Untersuchung lohnen. Hier sei nur auf die auffallende Langlebigkeit der kernlosen, durch Knospung entstehenden Kleinzellen hingewiesen. Solche Zellen wurden in Hängepräparaten im natürlichen Schleim bis zu drei Tagen fortlaufend beobachtet, ohne daß eine Desorganisation sichtbar wurde. Da der Chromatophor von *Porphyridium* gegenüber Schädigungen sehr empfindlich ist, läßt sich annehmen, daß diese Zellfragmente tätsächlich längere Zeit am Leben zu bleiben vermögen.

Von morphologisch auffallenden physiologischen Zuständen der Zellen verdient die gelegentliche Karotinanreicherung im Chromatophor besonders hervorgehoben zu werden. Eine Karotinschale um das Pyrenoid ist sonst nur noch bei *Chroothece mobilis* bekannt (vgl. auch S. 305). In beiden Fällen drückt sich in dieser Bildung eine funktionelle Verschiedenheit des inneren Chromatophorenteils gegenüber dem äußeren aus; das Chromatophorenstroma kann also nicht in allen seinen Teilen gleich sein. Die das Pyrenoid umgebende Zone läßt sich auch dann, wenn sie kein Karotin bildet, färberisch unterscheiden. So färbt sich nach Alkohol-Eisessig-Fixierung mit einem Gemisch von Methylenblau und Fuchsin in wässeriger Lösung der innere Teil blau, der äußere rot. Im Leben sieht man manchmal in der inneren Zone kleine stark lichtbrechende, farblose Körnchen unbekannter chemischer Natur. Stärke fehlt hier immer; wie für die Rhodophytenorganisation überhaupt bezeichnend, wird die Stärke auch bei *Porphyridium* nicht im Chromatophor, sondern an seiner Oberfläche gebildet [1]).

1) Das gleiche gilt für die Cryptomonaden. Hier liegen aber die Pyrenoide nicht im Chromatophor eingebettet, sondern seiner Oberfläche an und besitzen eine

Systematik. Die neuen morphologischen Befunde sind in die bisherige unvollständige Gattungsdiagnose entsprechend einzubauen. Die neue Diagnose hat unter Benutzung der von SCHMITZ (1897) gegebenen wie folgt zu lauten: Lager formlos, ausgebreitet oder mikroskopisch klein, mit regellos in gemeinsamer Gallerte angeordneten, unregelmäßig kugeligen bis ellipsoidischen oder abgerundet- polygonal abgeplatteten Zellen, die eine dünne Eigenmembran besitzen; unter Umständen einseitige Gallertbildung durch lokale Verschleimung der Wand oder Bildung distinkter Membranhüllen, die ± verquellend einseitig abgestreift werden; gelegentlich gerichtete Bewegung der Zellen unter einseitiger Gallertbildung. Zellinhalt mit zentralem, sternförmigem Chromatophor mit zentralem Pyrenoid; außerhalb vom Chromatophor Stärke, Öl und Granula, vielleicht Schleimvakuolen; Kern exzentrisch, der Zellwand angelagert; gelegentlich 2-kernige Zellen, manchmal auch 4- und mehrkernige von entsprechend gesteigerter Größe. Vermehrung durch Zweiteilung oder seltener simultane Mehrfach-, meist Vierteilung; im letzteren Fall entstehen 4- oder mehrzellige Gruppen.

3 Arten: *P. cruentum* NÄGELI (incl. *P. Wittrockii* P. RICHT.) mit karminrotem Chromatophor, atmophytisch an ± verschmutzten Stellen ausgebreitete Lager bildend, kosmopolitisch; *P. aerugineum* GEITL. mit lebhaft blaugrünem Chromatophor, mikroskopisch kleine Lager in stehenden Gewässern bei Wien und in den Ostalpen bildend; *P. sordidum* GEITL. mit stumpf olivengrünem Chromatophor, ausgebreitete Überzüge auf *Phormidium* in einem Jaucheabfluß in Oststeiermark bildend.

Zusammenfassung.

Die Zellteilung von *Porphyridium* spielt sich als Furchung ab an der die Membran unter Einfaltung teilnimmt[1]). Gewöhnlich erfolgt Zweiteilung, manchmal auch simultane Mehrfachteilung, d. h. gleichzeitige Durchfurchung einer mehrkernigen Zelle samt ihrer Membran in mehrere — meist vier — Tochterzellen.

Die Vierteilung läuft in kugeligen Zellen tetraëdrisch, in flachgedrückten kreuzweise in der Ebene ab; dies wird durch verschiedene Stellung der K erne verursacht, die in größten Abständen angeordnet sind

Die Mitose kann bei *P. cruentum* lange Zeit vor der Zellteilung erfolgen; die Zellteilung kann auch unterbleiben, und es kann Wachs-

Stärkehülle (GEITLER 1924). Neuerdings hat POCHMANN eine durchaus irrige Darstellung dieser wenig beachteten Organisationsmerkmale gegeben, indem er bestimmte ergastische Inhaltskörper der Cryptomonadenzelle mit Pyrenoiden verwechselt.

1) Über die Begriffe Furchung und Einfaltung vgl. S. 325.

tum unter weiteren Kernteilungen eintreten, so daß mehrkernige Zellen entstehen. Zellen, die sich zweiteilen, enthalten zwei Kerne, solche, die in Mehrfachteilung eintreten, entsprechend mehrere Kerne. Manchmal werden kernlose „Kleinzellen" knospenartig abgeschnürt.

Nahezu gleichzeitig mit der Protoplastenteilung erfolgt die Teilung des Chromatophors und Pyrenoids; im Fall simultaner Mehrfachteilung teilt sich auch der Chromatophor mit seinem Pyrenoid gleichzeitig in mehrere Stücke.

Alle Teilungsvorgänge lassen sich bei *P. cruentum* leicht im Leben verfolgen, wenn man die Zellen in ihrem natürlichen Schleim ohne Wasserzusatz in einer feuchten Kammer beobachtet. Bei Wasserzusatz erfolgt in den Zellen der meisten aus dem Freiland entnommenen Lager Zerplatzen oder doch Schädigung durch Vakuolisation. Die Zellen besitzen offenbar einen hohen osmotischen Wert, der allerdings mit den Trocken- und Regenperioden im Freien schwanken kann. Im allgemeinen wächst *P. cruentum* an Stellen, wo keine unmittelbare Benetzung durch Regenwasser erfolgt.

Die behäuteten Zellen von *P. cruentum* vermögen sich positiv phototaktisch stetig zu bewegen (nackte Zellen wurden niemals beobachtet). Die Bewegungsursache liegt in polarer Abscheidung von Schleim. Die Polarität erscheint von außen induziert. Der Schleim wird nicht durch Membranporen abgeschieden, sondern ist umgewandelte Membransubstanz. Eine gleichartige Bewegungsweise besitzt wahrscheinlich auch *P. sordidum.*

Die Mitose spielt sich entsprechend den Raumverhältnissen und der Lage des Ruhekerns an der Peripherie der Zelle ab. Die Spindel ist der Wand angedrückt und folgt ihrer Krümmung; infolge einer anaphasischen Streckung wird sie stark durchgebogen, die Tochterplatten weichen daher nicht parallel, sondern kreisbogenartig auseinander; dabei zeigt sich Zurückbleiben am äußeren Rand, so daß der Eindruck einer Abbremsung der Bewegung an der Zellwand entsteht. Der Ablauf wurde eingehender an *P. aerugineum* untersucht, dürfte aber auch bei *P. cruentum* und *sordidum* grundsätzlich der gleiche sein.

Der Nukleolus liegt in bezug auf den Kern immer exzentrisch und in bezug auf die Zelle konstant an der Innenseite des Kerns.

Die Zellteilung von *P.* läßt sich in bestimmter Weise für das allgemeine Verständnis von Teilungstypen auswerten. Im Unterschied zu Mühldorfs theoretischen Auffassungen wird zu zeigen versucht, daß der Begriff der Furchungsteilung nicht überflüssig ist und daß

sich mit seiner Hilfe eine Verknüpfung einer größeren Zahl von Zellteilungstypen ermöglichen läßt (vgl. Abschn. 7).

Die simultane Mehrfachteilung in der bei *P.* verwirklichten Ausbildung steht vorläufig einzig da; für einen gründlichen Vergleich fehlen allerdings noch eingehende Lebendbeobachtungen an anderen Objekten.

Die Karotinanreicherung um das Pyrenoid, wie auch andere Eigentümlichkeiten, zeigen eine bestimmte innere Differenzierung des Chromatophors an. Ausgebleichte Zellen mit wenig Phykoërythrin, aber viel Karotin vermögen sich noch normal zu teilen.

Literatur[1]).

Biebl, R., Ökologische und zellphysiologische Studien an Rotalgen der englischen Südküste. Beih. Bot. Cbl. **57,** Abt. A (1937). — Chodat, R., Algues vertes de la Suisse. Bern 1902. — Dangeard, P., Sur la mobilité de certaines cellules de Porphyridium cruentum. C. R. Acad. Sci. Paris, **190** (1930). — Geitler, L., Porphyridium aerugineum n. sp. Österr. Bot. Ztschr. **72** (1923). — Ders., Über einige wenig bekannte Süßwasserorganismen mit roten oder blaugrünen Chromatophoren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis pflanzlicher Chromatophoren. Revue algologique **1** (1924). — Ders., Über das Auftreten von Karotin bei Algen. Österr. Bot. Ztschr. **79** (1930). — Ders., Porphyridium sordidum n. sp., eine neue Süßwasserbangiacee. Arch. f. Protk. **76** (1932). — Ders., Cyanophyceae, in Linsbauer, Handb. d. Pflanzenanatomie, VI/1/B. (1936). — Ders., Über die Karotinfärbung der Laubblätter von Adoxa und über andere „Karotinpflanzen". Österr. Bot. Ztschr. **86** (1937a). — Ders., Über eine schwer benetzbare, aërophytische Blaualge. Flora **31** (1937b). — Ders., Fortschritte d. Botanik, herausgeg. von F. v. Wettstein, A. 1, **10** (1941). — Hansgirg, A., Prodromus der Algenflora von Böhmen. 1 (1886). — Höfler, K., Das Plasmolyse-Verhalten der Rotalgen. Ztschr. f. Bot. **23** (1930). — Kufferath, H., Observations sur la morphologie et la physiologie de Porphyridium cruentum. Rec. de l'Inst. Bot. Léo Errera. **10** (1920). — Lewis, J. F. & C. Zirkle, Cytology and systematic position of Porphyridium cruentum. Amer. J. Bot. **7** (1920). — Molisch, H., Mikrochemie der Pflanze. 2. Aufl., Jena 1921, S. 258. — Mühldorf, A., Einige Betrachtungen zur Membranmorphologie der Blaualgen. Ber. deutsch. Bot. Ges. **56** (1938). — Ders., Über die Vorgänge der Bildung und Auflösung der Wände bei den Pollentetraden angiospermer Pflanzen. Beih. Bot. Cbl. **60,** Abt. A. (1941). — Pascher, A. & J. Petrová, Über Porenapparate und Bewegung bei einer neuen Bangiale (Chroothece mobilis). Arch. f. Protk. **74** (1931). — Pascher, A. & J. Schiller, Süßwasserflora, Heft 11 (1925). — Pochmann, A., Die „Pyrenoide" der Cryptomonadinen. Mikrokosmos **36,** S. 83 (1943). — Schmitz, F., Die Chromatophoren der Algen. Verh. nathist. Ver. preuß. Rheinlande u. Westphal. **40** (1882). — Ders., Bangiaceae, in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. I/2 (1897). — Stähelin, M., Zur Cytologie und Systematik von Porphyridium cruentum. Ber. deutsch. Bot. Ges. **34** (1916). — Vischer, W., Zur Morphologie, Physiologie und Systematik der Blutalge Porphyridium cruentum. Verh. Naturforsch. Ges. Basel, **46** (1935).

1) Soweit im Text namentlich verwertet; das gesamte Schrifttum ist bei Vischer angegeben.

Botanische Beobachtungen in Sumatra.

Von **E. Bünning**, Straßburg.

Über meine Reisen in wenig erforschten Gebieten Nord-Sumatras habe ich in den „Beiträgen zur Kolonialforschung" vorläufig berichtet und dabei auch auf einige botanische Studien hingewiesen. Von weiteren Teilveröffentlichungen hatte ich zunächst abgesehen, da eine umfangreichere Arbeit über jene Reisen fertig gestellt werden konnte; sie soll in einer der Schriftenreihen des Reichsforschungsrats erscheinen. Da sich aber die Herausgabe aus kriegsbedingten Gründen noch verzögern wird, möchte ich hier einige Punkte herausgreifen und dabei auch an dieser Stelle dem Reichsforschungsrat (Kolonialwissenschaftliche Abteilung) meinen Dank aussprechen.

1. Zur Biologie der Dipterocarpaceenwälder.

Ökologische Untersuchungen auf Sumatra können zeigen, wie voreilig es ist, unsere Kenntnisse von den Lebensbedingungen im indomalayischen Regenwald, die zum größten Teil aus den javanischen Bergwäldern stammen, zu verallgemeinern. Einige Besonderheiten der Wälder auf Sumatra sind durch den geologischen Aufbau bedingt, nämlich dadurch, daß auf der Oberfläche ältere, zumeist saure, kieselsäurereiche Gesteine überwiegen, während die Oberfläche Javas größtenteils jungvulkanischer oder tertiärer Natur ist. Zudem ist der Regenreichtum in einigen Teilen Sumatras besonders hoch, und auch die Gleichmäßigkeit in der Verteilung der Regenmengen auf die einzelnen Monate kann viel ausgeprägter sein als in den schon als immerfeucht bezeichneten besonders regenreichen Teilen Westjavas.

Diese Besonderheiten ermöglichen z. B. die großen Dipterocarpaceenwälder auf Sumatra, die sowohl an hohe und gleichmäßig verteilte Regenmengen als auch an sauren Boden gebunden sind. Solche Bedingungen sind in vielen Teilen Sumatras so gut verwirklicht, daß man dort selbst in Höhen bis zu 1000 m Wälder finden kann, die vorwiegend aus Dipterocarpaceen zusammengesetzt sind; die Gattung *Shorea* kann sogar noch in Höhen bis fast 2000 m ansehnliche Wälder bilden, so z. B. in den Gajoländern Nord-Sumatras (vgl. auch VAN STEENIS).

Die Dipterocarpaceenwälder lassen nicht die ungleichmäßige Struktur erkennen, die man oft als wesentlich für den tropischen Regenwald

angesehen hat, vielmehr können die Kronen ein ziemlich gleichmäßig geschlossenes Dach bilden, da alle Kronen ungefähr gleich geformt sind und auch die Unterschiede in den Stammhöhen nicht so groß sind wie bei mehr gemischten Regenwäldern. Daher sind die Dipterocarpaceenwälder nicht nur besonders dunkel, sondern in ihnen sind auch die Helligkeitsverschiedenheiten benachbarter Teile viel geringer als in den stärker gemischten Wäldern. Die Lichtintensität in der Nähe des Waldbodens beträgt etwa $^1/_{200}$—$^1/_{400}$ derjenigen des ungeschwächten Lichtes. Die Bodenvegetation kann dabei recht spärlich werden oder sogar fast ganz fehlen.

Der große Bedarf der Dipterocarpaceen an hohen und gleichmäßig verteilten Niederschlägen erklärt sich aus mehreren Umständen. Die Keimlinge sind selbst gegen kurzdauernde Trockenperioden sehr empfindlich und können daher nur im Schutz des Waldes (wenn auch an dessen lichteren Stellen) emporwachsen. Bei Keimlingen von 50—60 cm Höhe fand ich, daß die Wurzeln nur 7—10 cm tief in den Boden hineinragen; diese Tiefe reicht nicht aus, um die Wasserversorgung nach einigen Tagen oder Wochen fehlenden Regens, wenn die oberflächlichen Bodenschichten ausgetrocknet sind, noch zu gewährleisten. Daher können die Dipterocarpaceenkeimlinge nur im feuchten Wald emporwachsen. Aber auch die alten Bäume sind sehr auf die hohe und zudem während des ganzen Jahres ziemlich gleichmäßig verteilte Feuchtigkeit angewiesen. Wie empfindlich die Bäume gegen Trockenheit sind, erkennt man daran, daß die jungen Blätter nach dem mehrtägigen Ausbleiben von Regen nicht nur welken, sondern teilweise sogar absterben. Dabei fällt es besonders auf, daß die Neubildung von Blättern auch in solchen Wochen größerer Trockenheit noch fortgesetzt werden kann. Die jungen Blätter sind zwar zunächst dadurch gegen einen übermäßigen Transpirationsverlust geschützt, daß ihre beiden Hälften fest zusammengeklappt sind, aber dieser Schutz genügt bei weitem nicht, und vor allem sind auch die auseinandergeklappten Blätter noch recht zart, bevor sie ganz ausgewachsen sind. Die meisten Dipterocarpaceen gehören also zu den Pflanzen, die sich absolut nicht auf den jahresperiodischen Wechsel zwischen einer günstigen und einer ungünstigen Jahreszeit eingestellt haben. Damit soll nicht gesagt sein, daß ihnen eine innere Rhythmik überhaupt fehlt. Aber die von innen her angestrebte Ruhepause ist viel zu kurz, um ein Gedeihen bei periodisch trockenem Klima zu ermöglichen. Wohl sieht man bei den Dipterocarpaceen regelmäßig einzelne ruhende Äste; diese Ruheperiode kann auch in den Gebieten mit etwas stärker ausgeprägter regenarmer

Zeit auf diese Zeit verlegt sein, so daß in solchen Gebieten die innere Periodizität aller Zweige synchronisiert ist und der ganze Baum dann vorübergehend fast kahl stehen kann, aber auch dann ist die Ruhezeit schon nach wenigen Wochen wieder beendet. Nach meinen Beobachtungen an *Shorea*, *Hopea* und *Dipterocarpus* beträgt die Ruhezeit der einzelnen Äste bzw. (wenn jene Synchronisierung vorliegt) des ganzen Baumes zumeist 3—5 Wochen, in einigen Fällen bis zu 2 Monaten. Nach dieser Ruhezeit bilden die Äste, unabhängig davon, ob Trockenheit oder Feuchtigkeit herrscht, wieder neue Blätter. Es ist einleuchtend, daß Bäume mit einem derartigen Verlauf der von innen angestrebten Rhythmik nicht für ein Gebiet mit ausgeprägter Trockenzeit geeignet sind. Man möchte die Dipterocarpaceen, die schon für das Tertiär im malayischen Gebiet nachgewiesen worden sind, als Pflanzen betrachten, deren innere Periodizität sich (wohl von einigen Arten abgesehen) infolge geringer Mutabilität nicht an ein anderes als das immerfeuchte Gebiet anpaßte.

2. Zur Blütenbiologie der *Rafflesia*.

Da über die Blütenbiologie der Rafflesien etliche Unklarheiten bestehen, habe ich in Nord-Sumatra mehrfach in unmittelbarer Nähe der Blüten (von *R. Tuan mudae*) mein Lager errichtet und die Blüten (Durchmesser 50—70 cm) mehrere Tage hindurch beobachtet. Die Lebensdauer der Blüten war größer, als zumeist angenommen wurde; vom beginnenden Öffnungsvorgang an dauerte es 6—8 Tage, bis die Blüte abzusterben begann; das Öffnen selber schritt während dieser Zeit immer mehr voran, Ober- und Unterseite der Perianthblätter wuchsen dabei um mehrere Zentimeter. Das Fortschreiten der Blütenöffnung erfolgte fast nur abends und nachts; während des Tages habe ich auch kein Wachstum erkennen können. Mit dem abendlichen Wachstumsanstieg ging eine Verstärkung des Geruchs parallel. Auch der Beginn der Knospenöffnung fällt nach meinen Beobachtungen immer in die Nachtzeit.

Die Blüten wurden während ihrer ganzen, etwa einwöchigen Lebensdauer von Insekten, hauptsächlich von Fliegen besucht; ebenso wie der Geruch nahm auch der Fliegenbesuch abends zu, zeitweilig waren dann Hunderte von Fliegen gleichzeitig an der Blüte. Daß die Insekten direkt die weißen Narbenflächen anfliegen, habe ich nie beobachten können, sie blieben aber fast immer mehrere Minuten in den Blüten, krochen dabei zu allen Teilen und berührten häufig auch die Narben. Durch Markierung einzelner Fliegen fand ich, daß diese in wenigen Minuten von einer Blüte zu einer zweiten, 2—300 m von der ersten entfernt

stehenden, finden können. Ich betone das besonders, weil die Bestäubungsmöglichkeit und damit die Fruchtbildung der *Rafflesia* oft als ein ungelöstes Problem angesehen worden ist (vgl. Winkler). Eine weitere Schwierigkeit für den Eintritt der Bestäubung sah man darin, daß kaum jemals zwei Rafflesien in geringer Entfernung voneinander gefunden worden sind und zudem die Blütedauer nur gering sei. Hierzu möchte ich sagen, daß das gleichzeitige Blühen von Rafflesien durchaus nicht so selten ist. Daß die Lebensdauer einer Blüte tatsächlich eine Woche beträgt, ist noch nicht einmal so sehr entscheidend, aber es kommt hinzu, daß der Blühtermin sehr von der Jahreszeit abhängt. Zwar kann man zu jeder Jahreszeit hin und wieder eine Blüte finden, aber bei diesen Einzelgängern kommt es auch meistens nicht zur Fruchtbildung. Die meisten Blüten treten etwa in der Mitte der Hauptregenperiode auf. Die gute Wasserversorgung der Lianen, in denen die *Rafflesia* schmarotzt, scheint die erste Voraussetzung dafür zu sein, daß die *Rafflesia* Blüten bildet. Damit stimmt es auch überein, daß man die Rafflesien nur in den besonders regenreichen Wäldern findet. In der Mitte der Regenzeit sieht man nicht selten auf dem engen Raum weniger Quadratmeter mehrere Rafflesienblüten, die dann wahrscheinlich alle aus derselben Liane kommen, aber nicht alle gleichen Geschlechts sind. Erst wenn man zu dieser Jahreszeit in den Wäldern nach Rafflesien sucht, gewinnt man die Überzeugung, daß sie durchaus nicht so selten sind, wie es oft angenommen wurde. In Süd-Sumatra gewann ich denselben Eindruck, und er wurde mir von dem deutschen Arzt Dr. Schäfer in Simau bei Benkulen bestätigt. In Süd-Sumatra berichtete mir ein deutscher Pflanzer, auf dessen Boden ein Rafflesienschutzgebiet liegt, daß um Weihnachten auf engstem Raum zahlreiche Rafflesien zu finden seien, während man sonst während des ganzen Jahres durchweg vergeblich nach ihnen suche.

3. Über die Wurzelbildungen an Moorbäumen.

An der sumatranischen Ostküste sind (bei Abwesenheit von Kalk und bei hohem Grundwasserspiegel) nicht selten die Bedingungen zur Moorbildung gegeben. Unter den Bäumen sieht man z. T. dieselben Gattungen und Arten, die auch im Sumpfwald leben, der sich landeinwärts an die Mangrove anschließt. *Eugenia*, *Canarium* und *Myristica* stellen oft den Hauptanteil. An einigen Stellen fehlen größere Bäume. Dort bilden Euphorbiaceen und Myrtaceen, *Melastoma*, *Pandanus* und *Gleichenia* ein Gestrüpp. Gelegentlich sieht man sogar ganz freie Flächen mit einigen Gräsern sowie vor allem mit Cyperaceen (*Cyperus*, *Fim-*

bristylis); auch Farne kommen dann hinzu, während man nach Moosen fast vergeblich sucht.

Überall sieht man außer zahlreichen, fast an jedem Baum ausgebildeten Brett- und Stelzwurzeln viele Wurzeln wie die von *Sonneratia* oder *Avicennia* senkrecht aus dem Boden herauswachsen; sie erreichen eine Höhe von 20—30 cm; auch knieförmige Wurzeln sind häufig. Ganz eigentümlich ist aber noch eine andere Wurzelbildung, die ich in keinem sumatranischen Wald so reichlich und stark ausgeprägt fand wie in diesem Moorwald. Es sind Wurzeln, die Koorders (vgl. Potonié; Troll 1942, S. 2463, Abb. 2094) treffend als besenartig bezeichnet hat. Bei den meisten Bäumen der oben genannten Gattungen wachsen aus dem Stamm in Büscheln meist unverzweigte Wurzeln heraus; nach Troll (S. 2463) handelt es sich um Kränze von Nebenwurzeln, die aus einer frühzeitig absterbenden primären Luftwurzel hervorgehen. Diese „Besenluftwurzeln" behalten die senkrechte Orientierung zur Stammoberfläche lange bei; erst in älteren Stadien wachsen sie etwas unregelmäßiger. Oftmals sind sie dann auch nach unten geneigt, das scheint aber nicht auf Grund einer geotropischen Umstimmung zu erfolgen, sondern durch die eigene Schwere bedingt zu sein. Man gewinnt aus der Orientierung dieser Wurzeln oft eher den Eindruck, daß sie ageotropisch als daß sie diageotropisch wachsen.

Die Länge dieser stammbürtigen Wurzeln betrug im allgemeinen einen halben bis einen Meter, einzelne waren aber auch noch länger. Am dichtesten standen die Wurzelbüschel in 1—2 m Höhe über dem Erdboden; aber auch in 5—10 m Höhe waren sie noch reichlich, gelegentlich fand ich sie sogar noch in 15—20 m Höhe, so daß dann der größte Teil des Stammes mit solchen Wurzeln bedeckt war. Aus einem einzelnen Stamm können Hunderte dieser Wurzeln herauswachsen.

Die Bedeutung der aus dem Erdboden nach oben herauswachsenden Wurzeln wird man sich verhältnismäßig leicht klar machen können, zum mindesten darf man sagen, daß diese Wurzeln in dem sauerstoffarmen Moorboden dieselbe Funktion erfüllen wie die Luftwurzeln der Mangrovepflanzen in dem sauerstoffarmen Schlick. Dabei möchte ich nebenher erwähnen, daß diese Funktion nicht nur und nicht vorwiegend in der von Troll betonten Aufgabe des Tragens der Nährwurzeln bestehen kann. Die Schlickanhäufung, auf deren große Bedeutung in der eigentlichen Mangrovezone Troll mit Recht verwiesen hat, fehlt hier. Ebenso wie sie übrigens auch schon in der *Nipa*-Zone und in der landeinwärts anschließenden Sumpfwaldregion stark zurücktritt bzw. ganz fehlt, während man auch in diesen Gebieten überall noch Wurzeln

sieht, die negativ geotropisch aus dem Boden herauswachsen. Die Hauptfunktion dürfte also wohl doch die Sauerstoffversorgung des Wurzelsystems sein. (Diese Überzeugung verstärkte sich bei mir namentlich durch die Untersuchung der in der *Nipa*-Zone an der Nordostküste Sumatras häufigen *Phoenix paludosa;* sie bildet regelmäßig solche Wurzeln, und zwar können sie schon unmittelbar in der Nähe des Stammes nach oben wachsen, die Hauptmasse der Nährwurzeln wird von ihnen nicht getragen. Die starke, in weißen Ringen zum Ausdruck kommende Luftfüllung dieser Wurzeln unterstützt noch die Ansicht, daß sie als Organe des Gasaustausches anzusehen sind.)

Welche Aufgabe aber sollen wir den aus dem Stamm der Moor-Bäume herauswachsenden Besenwurzeln zuschreiben? Auch an Mangrovepflanzen sind mehrfach, wenn auch nicht so regelmäßig und reichlich, derartige Wurzelbildungen beobachtet worden. Walter fand sie neuerdings bei *Avicennia* und schreibt dazu: „Ob sie evtl. mit auftretendem Hochwasser während der Regenzeit und länger andauernden Überschwemmungen zusammenhängen, läßt sich nicht feststellen. Dagegen spricht, daß Tobler diese Erscheinung auch von der Insel Ulenge erwähnt, wo Überschwemmungen nicht in Frage kommen". Hier, im Moor, viele Kilometer vom inneren Mangrovegürtel entfernt, fällt ein solcher Erklärungsgrund ganz fort. Man darf auch nicht annehmen, daß es sich um Bildungen handelt, die von Mangrovebäumen übernommen wurden, denn einerseits sind solche stammbürtigen Wurzeln an den Mangrovebäumen nicht so schön ausgebildet und andererseits gehören die hier vorkommenden Moorbäume Gattungen an, die nicht in der Mangrove, sondern im Regenwald des Tieflandes vorkommen.

Koorders meinte, solche Wurzeln seien wichtig, um Sauerstoff für den aufsteigenden Saftstrom zu liefern; diese Vorstellung ist mit unseren heutigen Erkenntnissen über die Physiologie des Saftsteigens kaum vereinbar. Ich konnte keine andere Erklärung finden als die, daß die Wurzeln der Wasseraufnahme dienen. Die Notwendigkeit einer solchen Funktion mag auf dem Moorstandort zunächst unwahrscheinlich anmuten, sie ist aber doch recht gut mit der Tatsache vereinbar, daß auch unsere Moorpflanzen aus mehreren Gründen oft unter Schwierigkeiten der Wasserversorgung leiden. Mir scheint, daß unter diesen Gründen folgender für die tropischen Moore besondere Beachtung verdient: Die Wurzeln sind auf die über dem Grundwasserspiegel befindliche Bodenschicht angewiesen und können daher nur eine recht geringe Bodenmenge ausnutzen. Die dünne Schicht, in (oder sogar auf) der die Wurzeln der Bäume des sumatranischen Moores wachsen,

fand ich zumeist durchaus nicht wasserreich; sie wird zudem bis zur Grenze des Möglichen von den extrem flächenförmig ausgebreiteten Baumwurzeln ausgenutzt. Ein großer Teil der Wurzeln wächst sogar auf der Oberfläche. Diese starke Durchdringung der oberflächlichen Bodenschicht ist allem Anschein nach mit dafür verantwortlich, daß hier so wenig oder fast gar kein Unterwuchs besteht. Da durch die relativ spärlich entwickelten Kronen der Bäume noch 1—5% des Lichtes auf den Boden gelangen, sollte man, wenn nicht die scharfe Wurzelkonkurrenz bestünde, etwas mehr Unterwuchs erwarten.

In trockener Luft sind große Teile der Besenwurzeln weiß gefärbt, also mit Luft gefüllt. Während es regnet, wird die Luft vollständig verdrängt, so daß die Wurzeln dann dunkel gefärbt erscheinen. Ich habe einige Wurzeln von *Canarium* an der Basis abgetrennt und frei in feuchter Luft aufgehängt, die Wurzeln waren mit Wasser gesättigt. Am nächsten Morgen tropfte aus ihren Schnittflächen an der Basis in Abständen von einigen Sekunden Flüssigkeit. Die Abscheidung konnte mehrere Stunden hindurch beobachtet werden. Diese Tatsache dürfte wohl die Annahme bekräftigen, daß diese Wurzeln ebenso wie Bodenwurzeln die Pflanze mit Wasser versorgen können. Es scheint also, daß wir den besenförmigen Wurzeln an den Stämmen der Bäume in den Tropenmooren dieselbe Funktion zuschreiben müssen wie den Luftwurzeln epiphytischer Orchideen. Der Bedarf an solchen zusätzlichen Organen der Wasserversorgung wird begreiflich, wenn wir berücksichtigen, daß die Bodenwurzeln dieser Bäume wegen der erwähnten Art ihres Wachstums kaum andere Wasserverhältnisse vorfinden als die an der Rinde eines Baumes haftenden Epiphyten. Vielleicht sind diese Epiphyten im eigentlichen Regenwald sogar noch günstiger gestellt, weil die Luftfeuchtigkeit dort nicht so leicht wie in dem lichteren Moorwald auf 70—80% sinkt. Von der Ökologie des Wasserhaushalts aus gesehen können wir also diese Moorbäume mit den Epiphyten vergleichen. Dieses Ergebnis veranlaßt uns, zu fragen, ob nicht auch die aus dem Boden herauswachsenden Luftwurzeln der Mangrovebäume neben ihren sonstigen Aufgaben auch der Wasseraufnahme dienen können. Diese Möglichkeit ist nicht so sehr von der Hand zu weisen, da nach den Messungen Walters der osmotische Wert der Bodenlösung an der inneren Mangrovezone regelmäßig bis zu 10 Atm. über dem des Meerwassers liegen kann. Die Wasserversorgung muß beträchtlich erleichtert sein, wenn die Pflanzen während der Flut mit den aus dem Boden herauswachsenden Wurzeln Wasser aufnehmen können.

4. Über die Zonierung im Mangrovegürtel.

Die Angaben über die Bevorzugung mehr seewärts und mehr landwärts gelegener Zonen innerhalb der Mangrove durch die einzelnen Arten von Mangrovebäumen widersprechen sich in einigen Punkten; vor allem besteht auch noch keine einheitliche Auffassung über die Ursachen dieser Bevorzugung. Zumeist wird, und zwar auch noch in den neueren Veröffentlichungen (Troll und Dragendorff, Walter) den Verschiedenheiten der Salzkonzentration eine besondere Bedeutung beigemessen. Gegen diese Auffassung hatte ich schon darum einige Bedenken, weil die Kultur mehrerer Mangrovebäume auch im Süßwasser gut gelingt, es also kaum verständlich ist, warum die Bäume in der freien Natur selbst gegen geringe Unterschiede in der Salzkonzentration so empfindlich sein sollen. Auf Grund meiner Beobachtungen an mehr als 1000 km Mangroveküste glaube ich, zur Klärung dieser Fragen etwas beitragen zu können.

Avicennia marina wurde von Troll vor allem an der Außenfront der Flußmündungen festgestellt, Walter fand sie in der ostafrikanischen Mangrove am innersten Gürtel. Ich kann Trolls Angabe bestätigen, zugleich aber die Auffassung Walters, daß *Avicennia* stets auf sandigem Bodeu steht. In den schlickreichen Hauptteilen der Mangrove, also weiter von den großen Flußmündungen entfernt, fand ich überhaupt keine *Avicennia*, weder in der Außenzone noch in der Innenzone. Nach der Beschreibung, die Walter von seinem Beobachtungsgebiet gibt, steht die Mangrove dort auf einem viel sandigeren, landeinwärts sogar in eine reine Sandfläche übergehenden Boden. Zweifellos kann sich nur darum *Avicennia* dort ansiedeln. An eine bestimmte Salzkonzentration fand ich *Avicennia* nie gebunden. In Flüssen mit nicht zu schlickreichem Wasser kann man *Avicennia* ziemlich weit stromaufwärts verfolgen. Allerdings wird das saure, kalkarme Wasser der meisten Flußläufe Nord-Sumatras von *Av. officinalis* und (der häufigeren) *Av. marina* unbedingt gemieden. Ebenso wie im brackigen oder fast salzfreien Flußwasser kann *Avicennia* auch im reinen Seewasser gut gedeihen. *Avicennia* braucht zum Keimlingswachstum viel Licht, gewinnt daher an geeigneten Stellen das Übergewicht, wenn die übrigen Mangrovebäume *(Rhizophora)* geschlagen werden.

Sonneratia alba bildet (übereinstimmend mit den Angaben von Troll und Walter) in größerer Entfernung von Flußläufen die Außenzone des Mangrovegürtels. Diese Bevorzugung der Außenzone ist wohl nicht so sehr, wie es nach den Beobachtungen Walters scheinen könnte, durch die Salzkonzentration bedingt. In Mündungen kalkreicher Flüsse

kann *S. alba* auch an Stellen mit brackigem Wasser gut gedeihen, nicht selten fand ich sie sogar in fast salzfreiem Wasser. Auch auf Korallenkalk wächst diese Art sehr gut, so bei den Inseln Nias, Simalur und den Banjakinseln vor der Südwestküste Nord-Sumatras (vgl. entsprechende Beobachtungen Trolls an der Westküste Mittel-Sumatras).

Sonneratia acida beobachtete ich ebenso wie Troll vorwiegend an der inneren Mangrovezone (in der Nähe der Nipa-Zone), möchte aber auch dieses Vorkommen nicht (wie Troll) mit dem Salzgehalt des Wassers in Verbindung bringen, denn in kalkreichen Gebieten meidet *S. acida* das brackige Wasser, während *S. alba* dort, wie gesagt, gut gedeiht. *S. acida* trifft man oft auf moorigem, saurem Boden, nicht selten in der Nähe von Cyperaceenmooren, gelegentlich sogar in salzfreiem Moorwasser. Mit der Bevorzugung einer geringen Wassertiefe hängt das Überwiegen der *S. acida* an der inneren Mangrovezone auch nicht entscheidend zusammen, denn in moorigen, an Lagunen angrenzenden Gebieten und auch in Mulden des Sumpfwaldes (der sich landeinwärts an die Mangrove anschließt) kann *S. acida* in recht tiefem Wasser stehen.

Rhizophora mucronata und *Rh. conjugata* bilden an der sumatranischen Küste viele Kilometer breite Waldgürtel, von denen man sich auf Grund der meisten Schilderungen kein treffendes Bild machen kann. Wir haben es mit einem geschlossenen Wald von hochstämmigen Bäumen, die im Durchschnitt 20—30, nicht selten aber auch 35—40 m Höhe erreichen, zu tun. Walter konnte die von ihm in Ostafrika untersuchte Mangrove mit einem Eichenschälwald vergleichen; das Laubdach war so locker, daß die meisten Blätter dem vollen Tageslicht ausgesetzt blieben und ins Innere des Waldes noch immer 20—30% des außerhalb des Waldes gemessenen Lichts drangen. Nach meinen Messungen in den *Rhizophora*- und *Bruguiera*wäldern Sumatras dringen hier aber nur 1—5% des Lichtes ins Innere. Einzelne *Rhizophora*-Exemplare, namentlich recht unregelmäßig gewachsene Bäume und Sträucher der *Rh. conjugata*, findet man auch in der äußersten Mangrovezone, dort können sie sogar weiter ins Meer vordringen als *Sonneratia alba*, die immer darauf angewiesen bleibt, daß die Luftwurzeln bei Ebbe zum größten Teil oder ganz in den Luftraum hineinragen (auch ein Hinweis auf ihre Bedeutung als Organe des Gasaustausches).

Im Bereich der südwestlich von Nord-Sumatra liegenden Inseln (Banjak-Inseln, Nias, Simalur) sah ich häufig *Rhizophora stylosa;* diese Art gedeiht nur auf Korallenkalk und meidet alle Stellen, an denen

sich Schlick anhäuft: auch auf sehr steinigem Boden und an Stellen, die ziemlich starkem Wellenschlag ausgesetzt sind, kann sie sich noch verhältnismäßig gut entwickeln.

Schon nach diesen hier kurz zusammengestellten Beobachtungen glaube ich sagen zu dürfen, daß die Zonierung im Mangrovegürtel nicht entscheidend mit dem unterschiedlichen Salzgehalt der einzelnen Zonen zusammenhängt. Wichtiger sind die verschiedenartigen Ansprüche an die physikalische und chemische Beschaffenheit des Bodens und an die Azidität des Wassers. Diese Beziehungen mögen teilweise mit dem unterschiedlichen Sauerstoffbedürfnis der Wurzeln zusammenhängen. In den Küstenmorasten, die eine Neigung zur Moorbildung zeigen, ist der Sauerstoffgehalt besonders gering. Es läßt sich also noch nicht entscheiden, ob die Bevorzugung solcher Standorte nur Ausdruck einer Säureliebe oder auch Folge einer besonderen Anspruchslosigkeit gegenüber dem Vorhandensein von Sauerstoff im Boden ist.

5. Neue Standorte von *Matonia pectinata.*

Auf Sumatra findet man häufiger als auf Java Farne, die sowohl an eine hohe Lichtintensität gebunden sind, also den Waldschatten meiden, als auch einer großen Luftfeuchtigkeit bedürfen. Solche Lebensbedingungen sind in manchen Teilen Sumatras verwirklicht. Zu diesen Farnen gehört z. B. *Dipteris conjugata*, der durch seinen eigentümlichen Wedelaufbau sofort auffällt. Oft habe ich in Nord-Sumatra, und zwar in Höhen zwischen 1500 und 2000 m, sehr große Bestände dieses eigentümlichen Farns gesehen. Unter ähnlichen Bedingungen wie *Dipteris conjugata* wächst noch ein anderer ebenso bemerkenswerter Farn: *Matonia pectinata*. Die Familie der Matoniaceen ist bekanntlich ebenso wie die der Dipteridaceen weitgehend ausgestorben; wir kennen jetzt nur noch wenige Vertreter aus Süd-Malaka, Nord-Borneo und Amboina (Molukken). Von Sumatra waren bisher keine Matoniaceen bekannt, wohl aber von den zwischen Singapore und der sumatranischen Ostküste liegenden kleinen Inselgruppen (vgl. Hirmer). In den Gebirgen um den Alas (Nord-Sumatra) habe ich mehrfach *Matonia pectinata* gesehen, und zwar immer in Höhen zwischen 1000 und 1800 m. Nie stand der Farn auf ganz offenen und daher trockeneren Stellen, sondern immer in der Nähe (wenn auch außerhalb) des Waldes. Er braucht ebenso wie *Dipteris conjugata* sowohl viel Licht als auch eine andauernde große Luftfeuchtigkeit. In etwas trockeneren Tageszeiten sieht man *Matonia* leicht welken. Offenbar sind die Möglichkeiten zur Einschränkung des Transpirationsverlustes mehr noch als bei den meisten anderen Farnen sehr unvollkommen ausgebildet.

Unter einer größeren Anzahl von Bildern aus den Batakländern (südlicher Teil von Nord-Sumatra), die mir der Geograph Helbig freundlicherweise zuschickte, fand ich eines mit unserem Farn. Nachdem ich Helbig auf diesen Fund aufmerksam gemacht hatte, schrieb er mir dazu: „Das Bild wurde beim Abstieg vom Gunung Pangulubao gemacht, der im Zuge des Manuk-Manuk-Gebirges an der Ostküste des Südteils vom Tobasee liegt. Es befand sich in der prachtvollen Mooswaldregion eine Lichtung, wahrscheinlich künstlich gelegentlich der Triangulation geschlagen, und gerade auf dieser war alles dicht überwuchert von dem Farn, der in der durchfallenden Sonne so besonders schön aussah, daß ich sofort eine Aufnahme davon machte. Es war übrigens recht mühsam, sich durch die sehr wirren abgestorbenen Teile, die eine brusthohe Wildnis bildeten und sehr viel zäher als die grünen Stengel waren, hindurchzuarbeiten." Diese Schilderung entspricht durchaus meinen eigenen Beobachtungen; der Farn braucht Licht und doch die Nähe des feuchten Mooswaldes.

Diese neuen *Matonia*-Standorte liegen in der Luftlinie etwa 400 bis 500 km von den bisher bekannten entfernt, und sie erweitern das Areal damit nicht unerheblich.

Es scheint mir nicht richtig oder doch nicht ganz richtig zu sein, wenn man die geringe Ausdehnung des jetzigen Areals der Dipteridaceen und namentlich der Matoniaceen damit erklären will, daß diese Familien von früher her ein wärmeres Klima gewohnt seien. Dann müßten diese Farne die Höhen meiden. Auf ihre jetzige Verbreitung wirken nicht so sehr die Temperaturansprüche als vielmehr die gleichzeitigen Licht- und Feuchtigkeitsansprüche begrenzend.

Literaturverzeichnis.

Hirmer, M. und Hoerhammer, L.: Morphologie, Systematik und geographische Verbreitung der fossilen und rezenten Matoniaceen. Palaeontographica **81,** Abt. B, 1 (1936). — Potonié, H. (mit Koorders): Die Tropen-Sumpfflachmoor-Natur der Moore des produktiven Carbons. Jahrb. K. Pr. Geol. Landesanstalt **30,** 389 (1909). — Van Steenis, C. G. G. J.: Exploraties in de Gajolanden. Allgemeene resultaten der Losir-Expeditie 1937. Tijdschr. van hat Kon. Nederl. Aardrijkskundig Genootschap Amsterdam **55,** 728 (1938). — Troll, W.: Über die sog. Atemwurzeln der Mangrove. Ber. D. Bot. Ges. **48** (81) (1930). — Ders.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Erster Band, dritter Teil, 3. Lief. Die Wurzelbildung der Mangrovegewächse, S. 1388 ff. Berlin 1942. — Ders. und Dragendorff, G.: Über die Luftwurzeln von Sonneratia und ihre biologische Bedeutung. Planta **13,** 311 (1931). — Walter, H. und Steiner, M.: Die Ökologie der Ost-Afrikanischen Mangrove. Zeitschr. f. Bot. **30,** 65 (1936). — Winkler, H.: Über eine *Rafflesia* aus Zentralborneo. Planta **4,** 1 (1927).

Druck von Ant. Kämpfe, Jena

FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DE UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 37. BAND

DER GANZEN REIHE 137. BAND

MIT 1 TITELBILD UND 96 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1944

Alle Rechte vorbehalten

Printed in Germany

Inhaltsverzeichnis.

Seite

BÜNNING, E., Otto Renner 60 Jahre (zum 25. April 1943). Mit 1 Bild VII—X

BÜNNING, E., Botanische Beobachtungen in Sumatra . . . . . 334—344

FREY-WYSSLING, A. und V. v. RECHENBERG-ERNST, Über die Wasserpermeabilität der Epithemzellen von Hydathoden. Mit 2 Abbildungen im Text . . . . . 193—215

GEITLER, LOTHAR, Furchungsteilung, simultane Mehrfachteilung, Lokomotion, Plasmoptyse und Ökologie der Bangiacee Porphyridium cruentum. Mit 9 Abbildungen im Text . . . . . 300—333

HERZOG, TH., Molendoa taeniatifolia Herz. nov. spec. Eine neue Laubmoosart der Alpen. Mit 1 Abbildung im Text . . . . . 57—60

ILJIN, W. S., Salze und organische Säuren bei Kalkpflanzen . . . . . 265—299

KAPPERT, H., Untersuchungen über Plasmonwirkung bei Aquilegia. (Gynodioecie—Heterosis—Gestalt des Sporns.) Mit 5 Abbildungen im Text . . . . . 95—105

KNAPP, E., Bemerkungen zu Geschlechtsbestimmungsfragen . . . . . 139—151

MÄGDEFRAU, K., Die Moosvegetation der Lorbeerwälder auf Tenerife. Mit 3 Abbildungen im Text . . . . . 125—138

MARQUARDT, H., Über eine röntgeninduzierte Mutation mit abweichendem Erbverhalten bei Oenothera Hookeri. (Vorläufige Mitteilung.) Mit 4 Abbildungen im Text . . . . . 152—165

MICHAELIS, P., Untersuchungen an reziprok verschiedenen Artbastarden bei Epilobium. I. Über die Bastarde verschiedener Sippen der Arten E. hirsutum mit E. parviflorum, resp. E. montanum. Mit 8 Abbildungen im Text . . . . . 1—23

MICHAELIS, P. und H. ROSS, Untersuchungen an reziprok verschiedenen Artbastarden bei Epilobium. II. Über Abänderungen an reziprok verschiedenen und reziprok gleichen Epilobium-Artbastarden. Mit 20 Abbildungen im Text. . . . . 24—56

OEHLKERS, FR. und C. HARTE, Über die Aufhebung des Gonenausfalls bei Oenothera. I. Teil: Untersuchungen an Oenothera Cockerelli. II. Teil: Untersuchungen an Oenothera strigosa. Mit 5 Abbildungen im Text . . . . . 106—124

Seite

RENNER, O., Kurze Mitteilungen über Oenothera. VI. Über die 15-chromosomigen Mutanten dependens, incana, scintillans, glossa, tripus. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . . 216—229

ROTTENBURG, WILHELMINE, Die Plasmapermeabilität für Harnstoff und Glyzerin in ihrer Abhängigkeit von der Wasserstoffionenkonzentration. Mit 9 Abbildungen im Text . . . . . 230—264

SCHIEMANN, E., Artkreuzungen bei Fragaria. III. Die vesca-Bastarde. Mit 19 Abbildungen im Text . . . . . 166—192

SCHWEMMLE, J., Plastiden und Genmanifestation . . . . . 61—72

STRUGGER, S., Untersuchungen über die vitale Fluorochromierung der Hefezelle. Mit 5 Abbildungen im Text . . . . . 73—94

Die Herausgabe des Heftes 1/2 (Festgabe zum 60. Geburtstag von Otto Renner) besorgte Prof. Dr. E. Bünning in Straßburg/E.

Neuerscheinung

Genetische Studien an Marchantia

Einführung einer neuen Pflanzenfamilie in die genetische Wissenschaft

Von Dr. **Hans Burgeff**
Professor der Botanik, Würzburg

Mit 281 Abbildungen im Text

VIII, 296 S. gr.8° 1943 RM 20.—, geb. 22.—

Inhalt: Vorwort. / I. Teil. **Entwicklung, Bau, Phasenwechsel und physiologische Funktionen des Marchantia-Thallus.** A. Einleitung. B. Entwicklung, Bau und Phasenwechsel. C. Die Funktionen des Thallus. / II. Teil. **Untersuchungen an europäischen Marchantia-Arten.** A. Systematisches: Verbreitung der Arten. 1. Marchantia polymorpha L. 2. Marchantia aquatica Nees. 3. Marchantia alpestris Nees. B. Die Entwicklung der M. polymorpha. C. Die Mutationen der Haplophase. D. Bivalente und plurivalente Gametophyten. E. Genetische Analyse der Mutationen der M. polymorpha, F. Die Konversion der labilen Mutationen mollis, violacea und rugosa. G. Analyse von aus der Meiosis stammenden Sporenverbänden. H. Kreuzungen mit Bivalenten. I. Mutation bei M. aquatica und M. alpestris. K. Artkreuzungen. / III. Teil. **Tropische Marchantia-Arten.** A. Artkreuzungen mit univalenten Arten. B. Mutationen an arthybridem Material der univalenten Arten calcarea, multiradia, stenolepida und palmatoides. C. Genetische Analyse: 1. Die Beurteilung der Phaene. Kombination der Spaltung der Phänotypen. 2. Die Tetradenformen. D. Bastarde univalenter Arten in der Diplophase. E. Kreuzungen univalenter Arten mit bivalenten, bivalenter mit univalenten. / IV. Teil. **Übersicht über die Ergebnisse der Teile II und III.** Zur Charakterisierung der Vererbung bei den Haplonten. Zytologie. Phaenogenese. Labile Mutation, Zell- und hormonale Differenzierung. / V. Teil. **Über die Möglichkeit phylogenetischer Deutung der Mutationsrichtungen bei Marchantia.** A. Merkmale der Varietäten und Arten. B. Merkmale der Gattungen, Goebels Rückbildungsreihen der Marchantiales und die Ergebnisse der Mutations-Analyse. / VI. Teil (Anhang). **Beiträge zur Systematik der Gattung Marchantia.** A. Einleitung. B. Beschreibungen: 1. Marchantia nitida Lehm. et Lndnbg., 2. March. nitida var. xerophila n. v., 3. March. cataractarum Schiff., 4. March. cataractarum var. luzonica n. v., 5. March. palmata Nees var. multiradia Schiff., 6. March. palmata Nees var. major thermarum Schiff., 7. March. stenolepida (Herzog i. l.) spec. nov., 8. March. calcarea spec. nov., 9. March. palmatoides spec. nov., 10. March. planiloba Steph. (var.?), 11. March. planiloba Steph. var. Walteri n. v., 12. March. Treubii Schiff., 13. March. geminata Nees, 14. March. geminata Nees var. divaricata Schiff., 15. March. geminata Nees var. violaceobarbata (Herzog i. l.) n. v., 16. March. geminata Nees var. flavescens n. v., 17. March. acaulis Steph., 18. March. grisea spec. nov., 19. March. grisea spec. nov. var. umatrana n. v. / Literaturverzeichnis. / Register.

Bei der Suche nach Objekten für seine Mutationsstudien geriet der Verfasser 1920 an Marchantia, deren Art polymorpha reiche Möglichkeiten in der Variabilität der Form verhieß. Die Untersuchungen an M. polymorpha liefen bis 1932. 1928 brachte er aus dem Fernen Osten reiches Material an tropischen Marchantia-Arten mit, das die M. polymorpha ablöste und zum wichtigsten Beobachtungsmaterial dieser Untersuchungen wurde.

Die Form der Darstellung weicht von der in genetischen Arbeiten üblichen bedeutend ab. Die Organisation der hochdifferenzierten Lebermoose ist von der anderer Pflanzen so verschieden, daß ein Verständnis für die formbildenden Vorgänge nur durch eingehende Untersuchung der Entwicklungsgeschichte möglich gemacht werden konnte. Um ausgedehnte Beschreibungen zu vermeiden und doch Begriffe von Formunterschieden geben zu können, mußte Verf. ungewöhnlich zahlreiche Bilder bringen, teils Zeichnungen, teils Lichtbilder, die ersteren, soweit nicht besonders bemerkt, von eigener Hand.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

Die Sexualität

Das Wesen und die Grundgesetzlichkeiten des Geschlechts und der Geschlechtsbestimmung im Tier- und Pflanzenreich

Von

Prof. Dr. Max Hartmann

Direktor am Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem

Mit 245 Abbildungen im Text.

XII. 426 S. gr. 8° 1943 RM 22.—, geb. 24.—

I. Vorbemerkungen. a) Kernphasen- und Generationswechsel. b) Nomenklatur der Geschlechtsverteilung und Geschlechtsbestimmung. / **II. Allgemeine bipolare Zweigeschlechtlichkeit. / III. Die 4 Haupttypen der Geschlechtsbestimmung.** 1. Haplogenotypische Geschlechtsbestimmung. a) Vorkommen und Erscheinungen. b) Bisexuelle Potenz und relative Sexualität bei haplogenotypischer Geschlechtsbestimmung. c) Nichtauseinanderweichen der Geschlechtschromosomen und quantitative Wirkung der Realisatoren, d) Faktorenaustausch, quantitative Wirkung und Lokalisation der Realisatoren. e) Wirkstoffe (Gamone, Termone und Fermente) bei der Sexualität und Kopulation. f) Mutationen der für die Sexualität und Kopulation maßgebenden Gene. g) Zusammenfassung und Allgemeines über haplogenotypische Geschlechtsbestimmung. / 2. Haplophänotypische Geschlechtsbestimmung. a) Vorkommen und Erscheinungen. b) Relative Sexualität bei haplophänotypischer Geschlechtsbestimmung. c) Subdiöcisten, d) Zusammenfassung und Allgemeines über haplophänotypische Geschlechtsbestimmung. / 3. Diplophänotypische Geschlechtsbestimmung. a) Vorkommen und Erscheinungen. b) Zusammenfassung und Allgemeines über diplophänotypische Geschlechtsbestimmung. / 4. Diplogenotypische Geschlechtsbestimmung a) Vorkommen. b) Erscheinungen und Theorie der diplogenotypischen Geschlechtsbestimmung. c) Einzelprobleme und Besonderheiten: 1. Gynandromorphismus. 2. Innere entwicklungsphysiologische Bedingungen der Geschlechtsbestimmung der Wirbeltiergonaden. 3. Geschlechtshormone der Wirbeltiere. d) Zusammenfassung und Allgemeines über diplogenotypische Geschlechtsbestimmung. **IV. Allgemeine Theorie der Sexualität** 1. Allgemeine bisexuelle Potenz. 2. Die geschlechtliche Tendenz der Gameten und Individuen. — **V. Allgemeine Theorie der Befruchtung.** 1. Amphimixislehre. 2. Verjüngungshypothese. 3. Sexualitätshypothese. 4. Gamone als primärbefruchtungsbedingte Wirkstoffe. / **Schriftenverzeichnis. / Register.**

Das vorliegende Buch bringt eine Gesamtdarstellung der Wesenszüge der Sexualität und der Grundgesetzlichkeiten der Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsvererbung im Tier- und Pflanzenreich. Der Plan dazu geht auf das Jahr 1935 zurück.

Es faßt die Ergebnisse der Forschungen von 3—4 Jahrzehnten in einem Zeitpunkt zusammen, in dem die Forschung in den wesentlichen Punkten zu einem weitgehend gesicherten Abschluß gekommen ist und die theoretische Bewältigung des Stoffes eine einheitliche Formulierung gefunden hat. Dieser Zeitabschnitt fällt aber zugleich zusammen mit dem Beginn einer neuen Epoche der Forschung, die infolge der Zusammenarbeit von Chemikern und Biologen durch die Auffindung und teilweise chemische Klarstellung der Gamone und Termone gekennzeichnet ist.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA